АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 61

8

АВГУСТ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1976

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

УДК 576.1 : 577.95 : 582.263

К. Л. Виноградова

ЦИКЛЫ РАЗВИТИЯ CHLOROPHYTA И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ИХ ЭВОЛЮЦИИ

K. L. VINOGRADOVA. LIFE CYCLES OF *THE CHLOROPHYTA* AND SOME ASPECTS OF THEIR EVOLUTION

Анализ циклов развития *Chlorophyta*, проведенный на основе изучения их филогенеза, показывает, что гипотеза о первичности изоморфного цикла и о более позднем возникновении гетероморфного в результате редукции спорофита справедлива не для всех зеленых водорослей. Гетероморфные циклы *Acrosiphoniaceae*, *Monostromataceae* и *Ulotrichaceae* имеют общее происхождение непосредственно от цикла *Chlamydomonas*. Последний следует считать гетероморфным, поскольку зигоспора — самостоятельное поколение. Изоморфный цикл *Ulvaceae* возник позднее на основе гетероморфного цикла *Ulotrichaceae*. В древней обособленной группе сифоновых исходным, по-видимому, является изоморфный цикл; от него через гетероморфный цикл *Bryopsidaceae* в результате редукции спорофита возник моногенетический цикл *Codiaceae*. Исходные черты своеобразного цикла развития *Prasiola* следует искать в порядке *Cylindrocapsales*.

В большой и многогранной проблеме циклов развития у водорослей центральным неизменно остается вопрос об их происхождении и эволюции (как у разных групп, так и водорослей в целом). Этот вопрос широко освещается в литературе, но часто эволюция циклов развития рассматривается вне связи с эволюцией таксонов, хотя само собой разумеется, что нельзя говорить об эволюции признаков независимо от эволюции несущих эти признаки организмов. Опыт построения естественной системы зеленых водорослей и изучение их филогенеза убеждают в том, что филогенетический подход к эволюции циклов развития у водорослей является весьма плодотворным. Исходя из этого, в статье дан обзор циклов развития зеленых водорослей (преимущественно морских и близких к ним пресноводных групп) и прослежены возможные пути их эволюции в связи с филогенезом *Chlorophyta*. Этот анализ оказался осуществимым благодаря достигнутому в последнее время прогрессу в изучении биологии отдельных видов (работы Ионсона, Корнманна, Перро, Риетемы, Фридмана и др.).

В настоящее время вопрос, какой цикл развития у зеленых водорослей является первичным, решается по-разному. Существует две основные гипотезы. По одной из них исходным для всех водорослей был изоморфный дигенетический гапло-диплофазный цикл, в котором происходит смена морфологически подобных диплоидного спорофита и гаплоидного гаметофита. Эту гипотезу защищают преимущественно французские альгологи во главе с Фельдманом (Feldmann, 1952). Согласно другой точке зрения (Smith, 1938; Полянский, 1958; Chapman D., V. Chapman, 1961; Chapman V., 1962), примитивным является моногенетический гаплофазный цикл с зиготической редукцией. Что касается эволюции циклов развития, и в частности происхождения гетероморфного цикла, то здесь, несмотря на расхождения во взглядах на исходный цикл, подавляющее большинство альгологов считает, что гетероморфный цикл зеленых возник позднее изоморфного и на его основе (Fritsch, 1942; Feldmann, 1952; Полянский, 1958; Chapman D., V. Chapman, 1961; Jónsson, 1962; Петров, 1971). Ион-

сон (Jónsson, 1962), следуя этой точке зрения, считает, что гетероморфный цикл у *Acrosiphoniaceae*, в котором нитчатый многоклеточный гаметофит сменяется одноклеточным спорофитом, образовался в результате регрессивной эволюции, приведшей к редукции спорофита. Смит (Smit, 1938) полагает, что гетероморфный цикл зеленых водорослей берет начало непосредственно от гаплофазного цикла.

Проведенный мною сравнительный анализ показал, что для отдела *Chlorophyta* не может быть однозначного решения вопроса о происхождении и путях эволюции циклов развития и что гипотеза о более позднем возникновении гетероморфного цикла и о первичности изоморфного справедлива далеко не для всех зеленых водорослей.

Весь отдел *Chlorophyta* принято считать хорошо очерченной единой группой, имеющей общее происхождение. Ключевой группой, из которой выводятся все остальные зеленые, считаются монадные одноклеточные пресноводные водоросли типа *Chlamydomonas* из пор. *Volvocales*. При этом порядки *Siphonales*, *Dasycladales* и *Siphonocladales* выводятся из *Ulotrichales* или *Chlorococcales*. В противоположность установившейся точке зрения, основываясь на тщательном сравнителном анализе, мы полагаем, что в пределах отдела имеются две большие группы, различающиеся по времени и месту возникновения: древняя группа первичноморских и группа, включающая пресноводные и вторичноморские зеленые водоросли, имеющая более позднее происхождение. К древним морским *Chlorophyta* относятся порядки *Siphonales*, *Dasycladales*, *Siphonocladales*, вторую группу составляют порядки *Volvocales*, *Tetrasporales*, *Chlorococcales*, *Ulotrichales*, *Ulvales*, *Chaetophorales*, *Cylindrocapsales*, *Schizogoniales*. Между водорослями сифонового комплекса и улотриксовыми существуют принципиальные различия в структуре и химическом составе клеточных оболочек, по строению хлоропласта, типу клеточного деления, ранним стадиям онтогенеза, а также эколого-географическим особенностям. Поэтому нет оснований выводить сифонокладовые, а через них и остальные сифоновые из улотриксовых предков, как это делается до сих пор. Происхождение их от многоядерных хлорококковых также маловероятно, так как последние — пресноводные и наземные организмы, связанные со специфическими условиями обитания. Вероятно, сифонные водоросли происходят от каких-то одноклеточных морских форм, в настоящее время вымерших (Виноградова, 1972). Исходя из этого, эволюцию циклов развития в каждой из этих групп целесообразно рассмотреть отдельно.

В единой по своему происхождению группе водорослей сифонового комплекса разделение *Dasycladales* и *Siphonales* произошло очень рано, еще на стадии моноэнергидной организации, тогда как *Siphonocladales* отделились от *Siphonales* позднее, после того как сформировалась сифонная структура. В целом эта древняя группа, по-видимому, пережила свой расцвет в отдаленные геологические эпохи и в настоящее время характеризуется затуханием эволюционных процессов. Этим объясняется сравнительное однообразие циклов развития в каждом из указанных порядков. Известны три типа циклов развития: пор. *Dasycladales* и большинство членов пор. *Siphonales* характеризуется моногенетическим диплофазным циклом; порядок *Siphonocladales*, за редкими исключениями, имеет дигенетический изоморфный цикл; третий тип — дигенетический гетероморфный — открыт сравнительно недавно в группе *Derbesia*—*Halicystis*—*Bryopsis*. Данные о размножении и развитии этих примитивных водорослей в порядке *Siphonales* очень важны, так как именно их анализ в какой-то мере позволяет пролить свет на эволюцию циклов развития у всех морских *Chlorophyta*. В пределах рода *Bryopsis* имеются виды с четко выраженной макроскопической спорофитной стадией *Derbesia* (например, *B. halymeniae*) и виды, у которых она постепенно редуцируется и, наконец, совсем исчезает какса мостоятельная форма развития (Rietema, 1969; 1970, 1971а, б, 1972). При этом спорический мейоз сменяется гаметическим и цикл становится моногенетическим диплофазным (Zinnecker, 1935; Neumann, 1969). Такую смену дигенетического цикла моногенети-

ческим можно наблюдать даже в пределах одного вида. Южные популяции *B. plumosa* (Rietema, 1970) проходят полный цикл развития, в котором имеется стадия *Derbesia*, размножающаяся венценосными зооспорами, а северные — укороченный — зигота прорастает непосредственно в гаметофит, имеющий морфологию *Bryopsis*. Моногенетический цикл, сопровождающийся гаметическим мейозом, характерен для высокоорганизованных форм в разных филогенетических ветвях сифоновых — в сем. *Codiaceae*, которое выводят непосредственно из *Bryopsidaceae*, в сем. *Caulerpaceae*, у *Dasycladales*, а также, хотя и редко, у *Siphonocladales*. По-видимому, склонность к утрате спорофита и к гаметическому мейозу в разных группах сифоновых обусловлена наличием общего предкового генотипа и являет собой пример параллельной эволюции.

Анализ морфологии спорофита и гаметофита в гетероморфном цикле со стадиями *Bryopsis—Derbesia* показывает, что в основе строения той и другой формы развития лежит одна и та же система стелющихся и вертикальных разветвленных нитей. Главное различие между спорофитом и гаметофитом заключается в том, что у *Bryopsis* система вертикальных нитей развита сильнее и имеет более правильное ветвление, чем у *Derbesia*. Однако не все виды *Bryopsis* имеют четко выраженное перистое или спиральное ветвление, у многих оно еще очень напоминает неправильное ветвление *Derbesia*. У *B. halymeniae*, для которого дигенетический цикл еще очень характерен, гаметофит незначительно отличается от спорофитной стадии, известной как *D. neglecta*. С другой стороны, растения *D. lamourouxii* могут образовывать перистые выросты, очень сходные с *Bryopsis* (Funk, 1955). Таким образом, структура *Bryopsis* очень близка к таковой у *Derbesia* и возникла, по-видимому, на основе последней в результате эволюции онтогенеза путем анаболии.

Такую же спорофитную стадию *Derbesia* имеют виды *Halicystis*. Наличие у двух родов одинакового спорофита предполагает их близость. Действительно, принципиальной разницы в строении *Bryopsis* и *Halicystis* нет. Основой его являются разветвленные нити. Однако эндофитный образ жизни *Halicystis* в известковых водорослях привел к специализации, которая выразилась в редукции нитчатой структуры и образовании пузырей на поверхности субстрата. Объяснить наличие одинакового спорофита в двух разных гетероморфных циклах можно, если допустить, что они берут начало от одного общего цикла, в котором гаметофит обладал морфологией *Derbesia*. В этом отношении чрезвычайно интересен род *Lambia*, недавно открытый в водах Антарктиды (Delepine, 1967). Он имеет строение, сходное с *Derbesia*, и был описан вначале как вид этого рода. У него найдены двухжгутиковые клетки размножения, которые считают гаметами. Цикл развития этой водоросли до конца не изучен, но сам факт нахождения у организма, построенного по типу *Derbesia*, двухжгутиковых клеток размножения дает основание предполагать наличие изоморфного цикла развития у примитивных *Siphonales*.

Таким образом, гетероморфная смена форм развития в пор. *Siphonales*, по-видимому, возникла из изоморфной в результате изменения морфологии гаметофита. Гаметофит в этой группе оказался более пластичным и подвергся бо́льшим морфогенетическим перестройкам по сравнению со спорофитом. Постепенная редукция спорофита приводит к моногенетическому циклу. Наряду с морфологической редукцией спорофит утрачиваст способность к образованию зооспор и прорастает непосредственно в гаметофит; иными словами, в моногенетическом цикле *Bryopsis* гаметофит развивается на спорофите. Такой механизм возникновения моногенетического цикла подтверждается результатами изучения состава клеточных оболочек разных форм развития в цикле *Bryopsis* (Hoek van den et al., 1972). Обнаружено, что клеточные стенки гаметофитов всех изученных видов *Bryopsis* содержат целлюлозу, которая отсутствует у спорофитной стадии. У видов *Bryopsis* с моногенетическим диплофазным циклом зигота прорастает в микроталлом, который по отсутствию целлюлозы и наличию маннана в клеточных стенках (вместо ксилана у гаметофитов)

соответствует спорофиту. На этом микроталломе развивается макроскопическое слоевище гаметофита. К сожалению, только на основании этих интересных данных нельзя сказать, насколько все это можно отнести ко всем сифоновым и дазикладовым с моногенетическим циклом.

Что касается всех остальных морских зеленых водорослей, то логично предположить, что и для них исходным был изоморфный дигенетический цикл. Это тем более вероятно, что у морских организмов, в отличие от пресноводных, отсутствуют покоящиеся стадии, и зиготы обычно прорастают без периода покоя. В ходе эволюции исходный изоморфный цикл сохранился в порядке *Siphonocladales*, но претерпел изменения в двух других порядках.

Пресноводные и вторично морские *Chlorophyta* в рассматриваемом здесь объеме берут начало от одноклеточных хламидомонадовых. *Chlamydomonadaceae* с изогамным и анизогамным половым процессом дали начало *Ulotrichaceae*, а через них — *Acrosiphoniaceae*, *Monostromataceae*, *Ulvaceae* и др. В этой ветви известно три основных типа циклов развития: моногенетический гаплофазный с зиготической редукцией, диплогаплофазный изоморфный и диплогаплофазный гетероморфный — оба со спорической редукцией. Наиболее примитивным среди них, вероятно, является цикл развития, свойственный исходной группе. У изогамных и анизогамных форм *Chlamydomonas* цикл развития принято считать моногенетическим гаплофазным, а мейоз — зиготическим. Вегетативная клетка *Chlamydomonas* выполняет функцию полового и бесполого размножения. После слияния гамет образуется зигота, которая растет, вследствие чего она в 3—4 раза превышает размеры обычной клетки. Она имеет своеобразную морфологию, в частности образует толстую и нередко скульптурную оболочку, в ней накапливаются запасные вещества. И наконец, эта зигота является покоящейся стадией, т. е. она выполняет определенную экологическую роль и какое-то время, часто длительное, существует самостоятельно. При созревании гипнозигота делится, образуя зооспоры. Первое деление ее ядра — мейотическое. Можно ли назвать эту структуру зиготой, а весь цикл развития *Chlamydomonas* гаплофазным моногенетическим? Очевидно, что это уже самостоятельное поколение — одноклеточный спорофит. Мейоз, который происходит перед образованием зооспор, правильнее считать спорическим. Следовательно, цикл развития *Chlamydomonas* — дигенетический, гетероморфный диплогаплофазный. Таким образом, наиболее примитивный цикл развития, известный в настоящее время у пресноводных зеленых водорослей — гетероморфный. Его возникновение и особенности носят явно адаптивный характер. Спорофит служит для переживания неблагоприятного периода в резко меняющихся условиях континентальных водоемов. С возникновением в процессе эволюции форм развития первым дифференцируется спорофит, который имеет только функцию образования зооспор. Гаметофитом в этом случае становится вегетативная клетка, способная образовывать как гаметы, так и зооспоры. Возникнув как покоящаяся стадия, спорофит хламидомонадовых оказался более консервативным в эволюционном аспекте. Уже сама его структура — толстые оболочки, большое содержание запасных веществ — свидетельствует о незначительных морфогенетических потенциях. Активные вегетативные клетки, являющиеся гаметофитами, оказались более пластичными и эволюционировали, дав многоклеточные формы. Наиболее близкие к хламидомонадовым многоклеточные водоросли находятся среди улотриксовых. Цикл развития пресноводных видов *Ulothrix* представляет собой смену гаплоидного нитчатого гаметофита и диплоидного одноклеточного спорофита. Единственное отличие его от цикла развития *Chlamydomonas* состоит в том, что гаметофит *Ulothrix* — многоклеточный. Нередко и этот цикл называют моногенетическим гаплофазным, однако и здесь зигота дает начало самостоятельному поколению с присущим ему онтогенезом.

Семейства *Acrosiphoniaceae* и *Monostromataceae* — вторично морские группы, населяющие литораль и супралитораль, т. е. местообитания,

сходные с пресноводными по резкой смене факторов среды. Они произошли непосредственно от *Ulotrichaceae*. Естественно предположить, что гетероморфный цикл с одноклеточным спорофитом они унаследовали от своих ближайших предковых форм. Нет никаких оснований считать, что образование у них одноклеточного спорофита — результат эволюционной регрессии, вызванной его эндофитным образом жизни (Jónsson, 1962). Скорее, существование его в тканях водорослей и в раковинах моллюсков можно объяснить адаптацией, в результате которой наилучшим образом обеспечивается переживание периода покоя. Это в какой-то мере заменяет инцистирование, свойственное предковым формам, которое для морских условий нехарактерно.

Таким образом, одноклеточный спорофит, возникший у примитивных одноклеточных как покоящаяся стадия и оказавшийся тем самым эволюционно не перспективным, сохранился у целого ряда пресноводных и вторично морских водорослей. Однако постепенно, теряя функцию покоящейся стадии, он становится способным к морфогенетическим изменениям и у ряда форм прорастает в многоклеточный таллом. Это привело к образованию изоморфного дигенетического цикла развития. Образование спор переносится на конечный этап онтогенеза многоклеточного спорофита. Вследствие задержки мейоза и здесь сохранилась спорическая редукция. Именно такой процесс возникновения изоморфного цикла прекрасно подтверждается данными Перро (Perrot, 1968). Виды *Ulothrix*, растущие на литорали, имеют как гетероморфную, так и изоморфную смену форм развития. При изоморфном цикле зигота не проходит периода покоя, а прорастает в нить. Пример прорастания одноклеточного спорофита можно найти и у *Monostroma grevillei*. Нередко в результате деления созревшего спорофита образуются не зооспоры, а сразу клеточный диск (Gayral, 1965). Это в какой-то мере позволяет представить механизм возникновения изоморфного цикла в данной группе водорослей. Те улотриксовые, которые, проникнув в море, приобрели изоморфный цикл развития, дали начало ульвовым. Судя по широкому распространению и видовому разнообразию ульвовых, изоморфный цикл развития оказался здесь наиболее прогрессивным.

Большой интерес вызывает цикл развития *Prasiola* (пор. *Schizogoniales*). Наиболее подробно в этом плане обсуждается в литературе *P. stipitata*. У данного вида зигота прорастает в диплоидный спорофит, размножающийся диплоспорами. Из них развивается подобный спорофиту диплоидный таллом, который способен функционировать и как гаметообразующий, и как спорообразующий. При переходе к половому размножению клетки в верхней части слоевища подвергаются последовательным делениям и дают начало многослойной ткани. Этим делениям предшествует мейоз. Все клетки образовавшейся гаплоидной ткани превращаются в гаметы. В пределах этой ткани хорошо различаются темные и светлые участки, располагающиеся мозаично и соответствующие скоплениям женских и мужских клеток. Фридман (Friedmann, 1959) считает, что каждое скопление гаплоидных клеток одного пола гомологично гаметофиту. По его мнению диплоидная фаза половых растений соответствует диплоидному спорофиту, на котором в результате мейоза образуются мейоспоры; они не покидают мейоспорофита, а развиваются в гаметофиты, оставаясь в пределах его общей оболочки. Интерпретация Фридмана, хотя и интересна, не дает ответа на ряд вопросов. Во-первых, можно ли считать половую ткань самостоятельным поколением — гаметофитом, прорастающим in situ, если все клетки этой ткани превращаются в гаметы, а собственно вегетативная ткань гаметофита отсутствует даже в редуцированной или зачаточной форме? Во-вторых, при таком объяснении в жизненном цикле оказывается два спорофита. В третьих, остается неясным, что считать гаметангием у празиолевых. И наконец, как объяснить, что подобное строение половой ткани наблюдается у вида *P. japonica* с так называемой зиготической редукцией, у которого слоевище, дающее начало половой ткани, гаплоидно?

Очевидно, объяснить происхождение цикла развития *Prasiola* можно только исходя из тех явлений, которые происходят у родственных групп водорослей. Наиболее тесные связи празиолевые обнаруживают с *Cylindrocapsales* (Виноградова, 1974). Сходство обоих порядков проявляется в строении слоевища, в способе образования многоклеточного таллома, во внутриклеточной структуре, в размножении. В то же время цилиндрокапсовые резко отличаются от улотриксовых, с которыми их обычно сближают на основе сходного нитчатого строения. Вероятно, они произошли непосредственно из одноклеточных монадных форм, имеющих осевой хлоропласт и оогамный половой процесс. Таким образом, здесь мы имеем дело с небольшой, но самостоятельной эволюционной ветвью, конечным звеном которой является пор. *Schizogoniales*.

Многоклеточность цилиндрокапсовых, а вслед за ними и празиолевых, имеет колониальное происхождение. Начальным этапом этого процесса было, по-видимому, образование пальмеллоидного состояния у одноклеточных форм. Как известно, у некоторых *Chlamydomonadaceae* дочерние клетки не образуют жгутиков, а остаются погруженными в слизистые оболочки, хотя могут легко восстанавливать их и возвращаться в подвижное состояние. В ряде случаев организмы, развивающие толстую слоистую оболочку, до того, как они снова освобождаются в виде подвижных клеток, могут подвергаться нескольким повторным делениям и оказываются заключенными в систему вставочных оболочек. Эти особенности одноклеточных хламидомонадовых очень важны, так как позволяют понять то, что произошло в порядках *Cylindrocapsales* и *Schizogoniales*. Строение оболочек у этих порядков — наличие обвертки, общей для всего слоевища, система вставочных оболочек, характер прикрепления, автономность участков нитей или даже отдельных клеток, нарушение однорядности и образование участков, имеющих многорядное и неправильное расположение клеток — все это показывает, что явления, носящие факультативный характер у одноклеточных форм, закрепившись в процессе эволюции, дали начало хотя и незначительной, но своеобразной группе нитчатых и пластинчатых водорослей.

Род *Cylindrocapsopsis* (пор. *Cylindrocapsales*) имеет, казалось бы, уникальный цикл развития. Перед началом полового размножения от нитей отделяются клетки, которые приобретают подвижность, а затем оседают. Последующий половой процесс проходит по типу, свойственному оогамным видам *Chlamydomonas*. Одни из этих клеток превращаются в оогонии, другие делятся на 2—4 антерозоида. В литературе отделившиеся клетки называют гино- и андроспорами, но это не совсем верно. Имея в виду колониальную природу слоевища *Cylindrocapsopsis*, это явление можно сравнить с выходом клеток из пальмеллоидных образований и интерпретировать как возврат к исходному одноклеточному состоянию. У второго рода этого порядка — *Cylindrocapsa* отдельные клетки нитчатой колонии преобразуются в оогонии и антеридии, не покидая нити. Судьба гипнозиготы цилиндрокапсовых остается не совсем ясной, но уже то, что известно, дает право заключить, что это такая же гипнозигота, как у хламидомонадовых. В целом цикл развития *Cylindrocapsa* можно назвать дигенетическим гетероморфным и сравнить с циклом развития *Ulothrix*.

Что касается цикла развития *Prasiola*, то его исходные черты следует искать в порядке *Cylindrocapsales*. Цитологический цикл в пределах рода *Prasiola* по крайней мере двух типов: гаплофазный и диплогаплофазный. Первый известен у пресноводного вида *P. japonica*, тогда как второй (тот, что обсуждает Фридман) — у более специализированного морского вида *P. stipitata*. Все празиолевые, несомненно, имеют пресноводное происхождение, поэтому пресноводные виды рода *Prasiola* являются более примитивными, чем морские. *P. japonica* (Fujiyama, 1955) свойствен следующий цикл развития. Пластинчатый гаметофит, наряду с гаметами, размножается также и апланоспорами. Гаметы образуются группами точно так же, как у *P. stipitata*. Зигота растет, заметно увеличиваясь

в размерах. Развитие ее может быть кратковременным или продолжается несколько месяцев. Мейоз происходит при первом ядерном делении в зигоспоре. Прорастая она делится на 2, затем на 4 клетки. Интересно, что они располагаются в пределах материнской оболочки не в один ряд, а напоминают расположение спор в прорастающей зигоспоре хламидомонадовых. Зиготическое поколение — многоклеточный пластинчатый спорофит — размножается только апланоспорами.

С прорастанием зигоспоры непосредственно в многоклеточный таллом цикл развития становится дигенетическим изоморфным. Но если у *Ulotrichaceae* наблюдается задержка мейоза, то здесь его место не меняется. Он происходит в начале прорастания зигоспоры, вследствие чего спорофит вегетирует в гаплофазе. У *P. stipitata* мейоз переносится к моменту образования половых клеток. Это показывает, что у зеленых водорослей морфологический и цитологический циклы не связаны друг с другом. Цикл развития *P. stipitata* также является изоморфным дигенетическим. Согласиться с такой его трактовкой нелегко, учитывая особое строение половой ткани. По-видимому, все слоевище *Prasiola*, на котором образуются половые клетки, — единая форма развития — гаметофит. Это становится понятным при сравнении *Prasiola* с *Cylindrocapsa*. У *Cylindrocapsa* есть очень своеобразная черта — при образовании антеридиев любая вегетативная клетка делится на ряд более мелких, каждая из которых дает два или более антерозоидов и таким образом одна вегетативная клетка дает начало нескольким гаметангиям, а не одному, как обычно у зеленых водорослей. Логично предположить, что скопления половых клеток у *Prasiola* имеют такое же происхождение, как у *Cylindrocapsa*, с той лишь разницей, что у *Prasiola* делятся клетки, дающие начало не только мужским, но и женским гаметангиям. Эта особенность в строении половых клеток у других зеленых водорослей не встречается.

Подводя итог всему сказанному, можно сделать следующие выводы. У морских и пресноводных *Chlorophyta* эволюция циклов развития идет по-разному. У морских зеленых, так же как и у всех морских водорослей, исходным является изоморфный цикл, у пресноводных — гетероморфный. Первичность изоморфного цикла у морских водорослей согласуется с относительным постоянством условий в море, а также с тем, что морским формам вообще несвойственны покоящиеся стадии. Предшествовал ли гетероморфному циклу *Chlamydomonas* моногенетический гаплофазный цикл с действительно зиготической редукцией или изоморфный гаплодиплофазный, когда зигота преобразуется в такую же вегетативную клетку, как и гаплоидная клетка гаметофита, сказать сейчас трудно. Вполне вероятно, что зиготическое поколение изначально было покоящейся стадией и что инцистирование зиготы — первичное явление, тем более что инцистированию подвергаются и вегетативные клетки *Chlamydomonas*.

Наиболее прогрессивными, характерными для высокоорганизованных форм циклами оказались изоморфный и моногенетический диплофазный. Гетероморфный цикл более характерен для форм примитивных или занимающих промежуточное положение. Как у морских, так и у пресноводных *Chlorophyta* основную морфогенетическую и эволюционную нагрузку принял на себя гаметофит, тогда как спорофит оказался более консервативным.

Наиболее примитивным и, по-видимому, более всего соответствующим соотношениям, сложившимся при возникновении смены форм развития, является спорический мейоз, а не зиготический, как принято считать. Тем самым следует признать отсутствие зиготической редукции в рассмотренных группах *Chlorophyta*. Весьма интересно в этой связи отметить, что в отделах *Phaeophyta* и *Rhodophyta* (как это установлено на основании тщательных экспериментальных исследований последних лет) зиготической редукции также нет. Возникнув в одноклеточном спорофите, спорический мейоз сохраняется и у многих многоклеточных форм (*Ulotrichales*, *Ulvales*, *Siphonocladales*) в результате того, что он переносится на конец онтогенеза спорофита. Однако в небольшой группе празиолевых в про-

цессе прорастания одноклеточного спорофита (зигоспоры) в многоклеточный спорофит мейоз по-прежнему происходит при первых клеточных делениях в зигоспоре (*P. japonica*), но поскольку эти деления ведут к образованию не зооспор, а многоклеточного вегетативного слоевища, мейоз считают соматическим. Соматическим также называют мейоз, происходящий у *P. stipitata* в клетках пластинчатого слоевища и ведущий к образованию половой ткани. Однако действительно ли этот мейоз происходит в вегетативной ткани или его правильнее считать гаметическим, должны показать тщательные дополнительные исследования. Происхождение моногенетического диплофазного цикла, наблюдаемого в обширной группе сифоновых, связано со сменой спорического мейоза гаметическим.

ЛИТЕРАТУРА

В и н о г р а д о в а К. Л. (1972). О систематическом положении и филогенезе порядка *Siphonocladales* (*Chlorophyta*). Бот. ж., 57, 10. — В и н о г р а д о в а К. Л. (1974). О родстве порядков *Schizogoniales* и *Cylindrocapsales* (*Chlorophyta*). Бот. ж., 59, 5. — П е т р о в Ю. Е. (1971). Основные этапы эволюции циклов развития у водорослей. Тез. докл. IV Москов. совещ. по филогении растений 12—15 октября 1971 г., II. — П о л я н с к и й В. И. (1958). Жизненный цикл, смена форм развития и чередование ядерных фаз (в связи с некоторыми особенностями этих процессов у водорослей). Бот. ж., 43, 5. — C h a p m a n D. J., V. J. C h a p m a n. (1961). Life history in the algae. Ann. Bot. N. S., 25, 100. — C h a p m a n V. J. (1962). The algae. — D e l e p i n e R. (1967). Sur un nouveau genre de Chlorophycées antarctiques, *Lambia*. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, D264, 11. — F e l d m a n n J. (1952). Les cycles de reproduction des algues et leur rapports avec la phylogénie. Rev. Cyt. et Biol. veg., 13. — F r i e d m a n n I. (1959). Structure, life-history a. sex determination of *Prasiola stipitata* Suhr. Ann. Bot., N. S., 23, 92. — F r i t s c h F. E. (1942). Studies in the comparative morphology of the algae. II. The algal life-cycle. Ann. Bot., N. S., 6. — F u j i y a m a F. (1955). Life history of *Prasiola japonica*. J. Fac. Fich. Animal Husbandry Hiroshima Univ., 1, 1. — F u n k G. (1955). Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen von Neapel. Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 25 (suppl.). — G a y r a l P. (1965). *Monostroma* Thuret, *Ulvaria* Rupr. emend. Gayral, *Ulvopsis* Gayral (Chlorophycées, *Ulotrichales*): structure, reproduction cycles, position systematique. Rev. gener. bot., 72. — H o e k C. van den, A. M. C a r t e l - B r e e m a n, H. R i e t e m a, J. W a n d e r s. (1972). L'interpretation des données obtenues par des cultures unialgales, sur les cycles évolutif des algues. Quelques exemples tirés des recherches conduites an laboratoire de Groningue. Bull. Soc. Bot. France, mémoires. — J ó n s s o n S. (1962). Recherches sur des Cladophoracées marines (structure, reproduction, cycles comparés, conséquences systématique). Thèses Fac. Sci. Univ. Paris, Ser. A, 3849, Paris. — N e u m a n n K. (1969). Protonema mit Riesenkern bei der siphonalen Grünalge *Bryopsis hypnoides* und weitere cytologische Befunde. Helgoländer wiss. Meeresunters., 19. — P e r r o t Y. (1968). Sur le cycle de deux formes d'*Ulothrix flacca* (Dillw.) Thuret de la region de Roscoff. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, D266, 1953. — R i e t e m a H. (1969). A new type of life history in *Bryopsis* (*Chlorophyceae*, *Caulerpales*). Acta Bot. Neerland., 18, 5. — R i e t e m a H. (1970). Life-histories of *Bryopsis plumosa* (*Chlorophyceae*, *Caulerpales*) from european coasts. Acta Bot. Neerland., 19, 6. — R i e t e m a H. (1971a). Life history studies in the genus *Bryopsis* (*Chlorophyceae*). III. The life history of *Bryopsis monoica* Funk. Acta Bot. Neerland., 20, 2. — R i e t e m a H. (1971б). Life history studies in the genus *Bryopsis* (*Chlorophyceae*). IV. Life histories in *Bryopsis hypnoides* Lamx. from different points along the european coasts. Acta Bot. Neerland., 20, 3. — R i e t e m a H. (1972). A morphological, developmental and caryological study on the life history of *Bryopsis halimeniae* (*Chlorophyceae*). Netherlands J. Sea Research, 5, 4. — S m i t h G. M. (1938). Nuclear phases and alternation of generations in the *Chlorophyceae*. Bot. Rev., 4. — Z i n n e c k e r E. (1935). Reduktionsteilung, Kernphasenwechsel und Geschlechtsbestimmung bei *Bryopsis plumosa* (Huds.) Ag. Österreich. Bot. Zeitschr., 84.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 III 1976.

SUMMARY

Heteromorphic life histories of *Acrosiphoniaceae*, *Monostromataceae* and *Ulotrichaceae* have a common origin and come directly from the cycle of *Chlamydomonas*. The latter can be regarded as heteromorphic because of its zygospore being a separate generation. The isomorphic cycle of *Ulvaceae* may have evolved from the heteromorphic one of the ulotrichaceous algae. The origin of the complex of siphonous algae is apparently very ancient and independent of other *Chlorophyta*. In this group the primitive life cycle is propably isomorphic. This basic cycle may have given rise to the heteromorphic cycle of th *Bryopsidaceae*. Finally the evolution within this complex could have led to the elimination of the sporophyte and to the establishment of the monogenetic cycle of the codiaceous algae. As to the peculiar life history of *Prasiola* it is possible to suggest that it may have descended from a cylindrocapsaceous prototype.

УДК 58.035:62—934:581.

А. Ф. Клешнин, Н. Н. Богомолова

КИНЕТИКА РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ ДЛИННОГО И КОРОТКОГО ДНЯ С КАЧЕСТВЕННОЙ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ РЕАКЦИЕЙ

A. F. KLESHNIN, N. N. BOGOMOLOVA. KINETICS OF DEVELOPMENT OF LONG-DAY AND SHORT-DAY PLANTS WITH A QUALITATIVE PHOTOPERIODIC RESPONSE

Рассматривается кинетика развития растений с качественной фотопериодичесн реакцией. Показано, что существуют растения с псевдокачественной и с настоящ качественной фотопериодической реакцией. Для растений с качественной фотоперио ческой реакцией характерны наличие латентного периода в условиях благоприятн фотопериодического режима и остановка развития в условиях неблагоприятной дли дня на второй фотопериодической реакции (после прохождения 25—50% пути от п ного цикла развития).

Растения с качественной и количественной фотопериодической реакцией связа переходной группой растений, имеющих полукачественную фотопериодическую ре цию, у которых есть латентный период в условиях благоприятной длины дня (к у растений с качественной реакцией), но нет остановки развития на второй (или треть фотопериодической реакции в условиях неблагоприятной длины дня (как у растен с количественной реакцией).

Используя математический анализ данных, полученных методом дву стороннего ступенчатого переноса растений с одной длины дня на другу мы ранее определили кинетику развития растений с нейтральной и кол чественной фотопериодической реакцией при благоприятных и небла приятных режимах освещения (Клешнин, Богомолова, 1969, 1971, 197 Богомолова, Клешнин, 1970). Установлено, что фотопериодическая рег ляция развития растений может иметь многоступенчатый характер, і риоды фотопериодической чувствительности разделены нейтральны и длительность периода от появления всходов до цветения растений находится в зависимости от скорости развития V, которая различна в у ловиях длинного и короткого дня. (Эти величины при благоприятн длине дня обозначены символами dn и Vn, а при неблагоприятной da и Va). Процесс развития складывается из ряда вполне определенн периодов: нейтральных (Nn_1, Nn_2, Nn_3 и Na_1, Na_2, Na_3), когда скорос развития одинакова на длинном и коротком дне ($Vn = Va$), и фотопериод чески эффективных (Pn_1, Pn_2, Pn_3 и Pa_1, Pa_2, Pa_3), когда в условиях бла приятной длины дня скорость всегда положительна, а в условиях небла приятной меньше, чем при благоприятной ($Va < Vn$). Величина задерж в развитии растений на неблагоприятной длине дня обусловлена дл тельностью прохождения фотопериодически эффективных периодов (R различие в длительности периодов развития при неблагоприятной и бла приятной длине дня).

Установлено, что настоящие нейтральные растения характеризуют независимостью длительности периода развития d от числа длинн и коротких дней. Скорость развития при обоих режимах одинаков У растений с количественной фотопериодической реакцией развит задерживается в условиях неблагоприятного режима освещения ли

в один фотопериодически эффективный период, либо в два, либо в три (Богомолова, Клешнин, 1970; Клешнин, Богомолова, 1971, 1972). Это растения с однофазной, двухфазной и трехфазной фотопериодическими реакциями.

Растения длинного и короткого дня с качественной фотопериодической реакцией, цветущие либо только на длинном, либо на коротком дне, представляют собою завершение эволюционного процесса формирования фотопериодизма в растительном мире. Они составляют 27% всех растений, исследованных на фотопериодическую реакцию (9% — растения короткого и 18% — растения длинного дня — см.: Самыгин, 1946). Среди растений длинного дня такие виды встречаются чаще (60%), чем среди растений короткого дня (40%).

Кинетика развития в зависимости от длины дня у растений с качественной фотопериодической реакцией нами исследована у 4 видов длиннодневных растений: тимофеевки луговой сорта Московская 5 (*Phleum pratense* [1]), регнерии сорта Омская (*Roegneria trachycaulon*), вики яровой сорта Льговская 31/292 (*Vicia sativa*) и клевера красного, раннеспелого сорта ВИК-7 (*Trifolium pratense*). Методика исследования описана в статье А. Ф. Клешнина и Н. Н. Богомоловой (1969), а результаты представлены на рис. 1—3. Кроме того, мы использовали литературные данные, полученные при изучении индукционного периода фотопериодического процесса рядом исследователей.

В общей сложности изучено 28 видов 46 сортов, относящихся к 11 семействам (*Leguminosae*, *Gramineae*, *Solanaceae*, *Cruciferae*, *Linnaceae*, *Labiatae*, *Umbelliferae*, *Compositae*, *Crassulaceae*, *Chenopodiaceae*, *Campanulaceae*), занимающих самое различное систематическое положение.

Большинство исследований относится к растениям длинного дня (21 вид, 39 сортов), изучены *Phleum pratense* (Киршин, 1959), *Roegneria trachycaulon*, *Festuca pratensis*, *Bromus inermis* (Киршин, 1959), *Triticum durum* var. *melanopus*, № 069 (Ливанов, 1948), *T. aestivum* var. *lutescens* 062, var. *erytrospermum*, № 841, сорта Садовка, Нунда-2, Нунда-3, Нунда-6, № 1817, № 1885, № 14 (Ливанов, 1948; У Лан-пый, 1958; Павлов, 1960), *Secale cereale*, сорт Вятка (Новиков, 1953; Мауриня, 1956), *Trifolium pratense* (Шапкина, 1958), *Vicia sativa*, сорт Льговская 31/292, *Onobrychis transcaucasica* (Щеглова, Бельденкова, 1953), *Spinacea oleracea*, сорт Виктория (Мошков, 1961), *Nicotiana silvestris* (Евтушенко, 1959), *Raphanus sativus* var. *radicula* сорт Ранний белый король (Дорохов, Демусенко, 1939), *Linum usitatissimum*, № 1127 (Торжок), № 0120 ЗАСХОС, сорта Альтгаузен 6832 и Альтгаузен 91, № 1292 (Торжок), № 420 (Красный кут), № 128/910 (Торжок), Московский 806/3 (Бельденкова, 1939), *Lallemantia rupestris* (Синская, Борковская, 1961), *Lactuca sativa*, сорт Bottners Treib (Мошков, 1961), *Rudbeckia bicolor* (Жданова, 1948), *Anethum graveolens* (Жданова, 1948), *Hyssopus officinalis*, *Companula carpatica* (Щеглова, Бельденкова, 1953), *Beta vulgaris* (Синягин, Морозова, 1953).

Изучены следующие растения короткого дня (7 видов, 7 сортов): *Perilla ocymoides* (Мошков, 1939), *P. nankinensis* (Жданова, 1948), *Cosmos sulphur* (Жданова, 1948), *Chrysanthemum indicum*, сорт Куин Мэри (Мошков, 1961), *Setaria italica*, сорт Коготь дракона (Мирошников, 1960), *Sorghum saccharatum*, сорт Китайский янтарь (Кособоков, 1963; Шаин и др., 1963; Бойко, 1969), *Kalanchoe blossfeldiana* (Younis, 1955).

Анализ экспериментальных данных показывает, что растения с качественной фотопериодической реакцией имеют некоторые особенности, которые отличают их от растений с количественной реакцией. На рис. 1 показана зависимость вегетационного периода от числа дней неблагоприятного фотопериодического режима. Из рисунка видно, что эта зависимость представлена двумя типами кривых. Одни кривые (*5—6*) явно стремятся к некоторому пределу и в принципе не отличаются от соответствующих кривых, характеризующих растения с количественной реакцией

[1] Латинские названия растений приведены по «Флоре СССР».

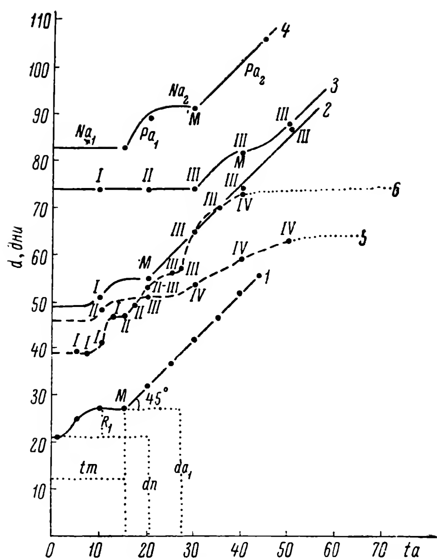


Рис. 1. Зависимость вегетационного периода от числа начальных неблагоприятных дней.

По оси абсцисс — число неблагоприятных дней *ta*; *по оси ординат* — вегетационный период *d*, в днях.
1 — *Perilla ocymoides* (по Мошкову, 1939), *2* — *Roegneria trachycaulon*, *3* — *Trifolium pratense*, *4* — *Nicotiana silvestris* (по Евтушенко, 1959), *5* — *Vicia sativa*, *6* — *Phleum pratense*; *I*—*IV* — этапы органогенеза. Na_1 и Na_2 — нейтральные периоды; Pa_1 и Pa_2 — фотопериодически эффективные периоды; R_1 — разница в длинах вегетационных периодов на благоприятном *dn* и неблагоприятном da_1 режимах. *M* — точка остановки развития; *tm* — время для достижения точки *M*.

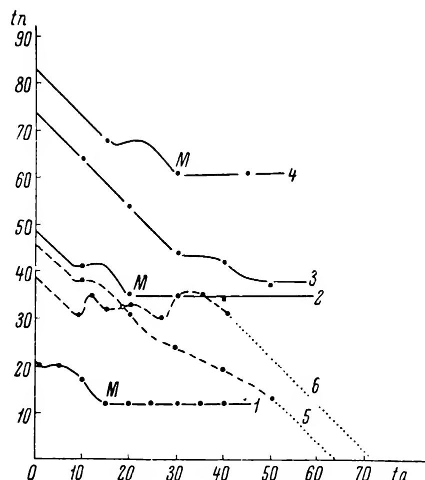


Рис. 2. Зависимость числа последующих благоприятных дней от числа начальных неблагоприятных дней.

По оси абсцисс — число неблагоприятных дней *ta*; *по оси ординат* — число благоприятных дней *tn*.
1 — *Perilla ocymoides* (по Мошкову, 1939), *2* — *Roegneria trachycaulon*, *3* — *Trifolium pratense*, *4* — *Nicotiana silvestris* (по Евтушенко, 1959), *5* — *Vicia sativa*, *6* — *Phleum pratense*. *M* — точка остановки развития.

(Клешнин, Богомолова, 1969, 1971, 1972; Богомолова, Клешнин, 1970). Другие кривые (*1*—*4*), начиная с точек *M*, становятся прямолинейными и идут под углом 45° к оси абсцисс.

Кривые первого типа означают, что опыт просто не доведен до конца, а характеризуемые ими растения в действительности не обладают качественной реакцией. Второй тип кривой — кривая Мошкова (1939) — описывает закономерность, характерную для растений с настоящей качественной реакцией. Прямая, идущая под углом 45° к оси абсцисс, означает, что скорость развития равняется нулю, а развитие растений остановилось на уровне точки *M*.

У 6 видов из 15 (перилла зеленая, клевер красный, шпинат, эспарцет, регнерия и табак) угол наклона конечного участка кривой равнялся 45°, что отвечает полной остановке развития; в 6 случаях (каланхоэ, тимофеевка луговая, вика яровая, костер безостый, овсяница луговая, редис) он был меньше 45°, что соответствует некоторой скорости развития, а в 3 случаях (ляллеманция, озимая и яровая пшеницы) результаты были сомнительны. Это означает, что из общего числа растений, которым приписывается качественная реакция (27%), половину следует исключить, переведя в разряд организмов, обладающих количественной реакцией.

Рис. 2, на котором представлена зависимость числа последующих благоприятных для развития дней от числа начальных неблагоприятных, показывает, что у растений с настоящей качественной реакцией кривая, начиная с точки *M*, идет параллельно оси абсцисс. Иными словами, растение, достигнув состояния *M*, останавливается в развитии. Растения с псевдокачественной реакцией характеризуются кривыми, которые стремятся

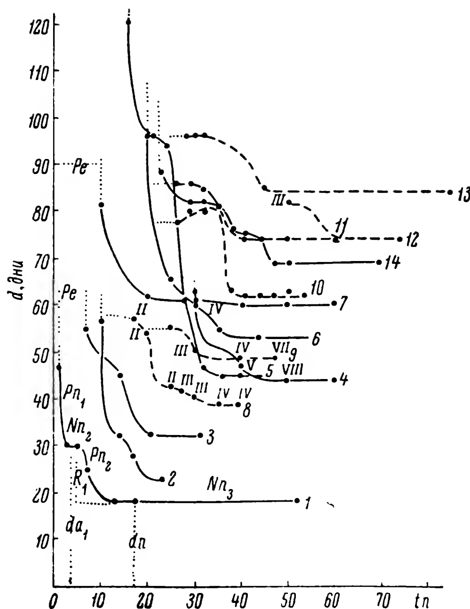


Рис. 3. Зависимость вегетационного периода от числа благоприятных дней.

По оси абсцисс — число благоприятных дней *tn*; *по оси ординат* — вегетационный период *d*, в днях.
1 — *Cosmos sullphur* (по Ждановой, 1948), *2* — *Perilla nankinensis* (по Ждановой, 1948), *3* — *Linum usitatissimum*, сорт Альтгаузен 6832 (по Бельденковой, 1939), *4* — *Vicia sativa*, *5* — *Setaria italica*, сорт Коготь дракона (по Мирошникову, 1960), *6* — *Triticum aestivum*, сорт Нунда-3 (по У Лан-пый, 1958), *7* — *Sorghum saccharatum*, сорт Китайский янтарь (по Кособокову, 1963), *8* — *Phleum pratense*, *9* — *Roegneria trachycaulon*, *10* — *Secale cereale*, сорт Вятка (по Мауриня, 1956), *11* — *Triticum aestivum*, сорт 2691, *12* — *Trifolium pratense*, *13* — *Nicotiana silvestris*, *14* — *Triticum aestivum*, сорт Чешская.
II—V, *VII*, *VIII* — этапы органогенеза; *Pe* — латентный период; R_1 — разница в длинах вегетационных периодов на благоприятном *dn* и неблагоприятном da_1 режимах; Pn_1 и Pn_2 — фотопериодически эффективные периоды; Nn_2 и Nn_3 — нейтральные периоды.

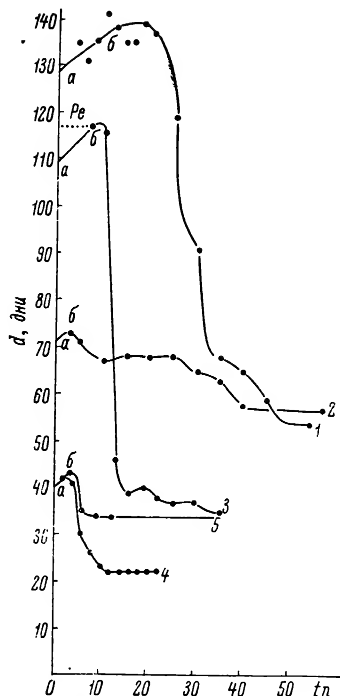


Рис. 4. Зависимость вегетационного периода от числа благоприятных дней.

По оси абсцисс — число благоприятных дней *tn*; *по оси ординат* — вегетационный период *d*, в днях. *1* — *Triticum durum*, var. *hordeiforme* (по Еременко, 1938), *2* — *Zea mays*, гибрид 40×43 (по Дубровиной, 1959), *3* — *Oriza sativa*, сорт Там Деп (по Буи Гуи Дап, Нгием Фу Шуан, 1959), *4* — *Panicum miliaceum*, сорт Тулунское (по Гжесюку, 1958), *5* — *Setaria italica*, сорт Егорьевская (по Трусакову, 1955). *Pe* — латентный период; *а*, *б* — начальный участок кривой, когда скорость развития равна нулю.

к пересечению с осью абсцисс. В нашем случае для вики и тимофеевки (рис. 2) кривые *5—6* при их экстраполяции пересекаются с этой осью через 64 и 72 дня; опыт же, как видно из кривых, продолжался 50 и 40 дней.

Зависимость вегетационного периода от числа благоприятных дней приведена на рис. 3. В этом случае мы также встречаемся с двумя типами кривых. В одном случае (*1—7*) кривые приходят из бесконечности (кривая Бельденковой, 1939), в другом же (*8—13*) их начальный участок параллелен оси абсцисс (кривая Ливанова, 1948). Эти различия, по-видимому, не носят принципиального характера и обусловлены лишь продолжительностью опыта.

Сопоставление рис. 1—3 показывает, что у растений с качественной фотопериодической реакцией процесс развития в условиях неблагоприятной длины дня (рис. 1) начинается нормально, но останавливается на конечном этапе пути; при благоприятной длине дня (рис. 3) развитие не идет, напротив, на начальном этапе, но благополучно завершается в конце. Иными словами, первая фотопериодическая реакция проходит у последних растений при любой длине дня, а остановка развития связана с прохождением лишь второй фотопериодической реакции, приходящейся на *III* этап органогенеза.

Поскольку растения с качественной реакцией не цветут в условиях неблагоприятной длины дня, бессмысленно говорить о конкретном зна-

чении вегетационного периода при неблагоприятном фотопериодическом режиме da. Эта величина в данном случае равняется бесконечности и не может быть положена в основу определения кинетики развития. Как видно из рис. 1, при неблагоприятной длине дня растения проходят лишь начальную часть вегетационного периода, представляющую сумму величин Na_1, Pa_1 и Na_2, и задерживаются на втором фотопериодически эффективном периоде Pa_2. Первый нейтральный период Na_1 в большинстве случаев сравнительно невелик (4—10 дней), хотя у отдельных видов (табак, клевер) может достигать 15—30 дней, а у некоторых (перилла зеленая) снижается до 2—3 дней. Второй нейтральный период Na_2 лежит в тех же пределах (2—10 дней), а фогопериодически эффективный период Pa_1 обычно колеблется от 2 до 22 дней. По этим показателям группа растений с качественной реакцией не отличается от растений с количественной фотопериодической реакцией.

В этой связи особое значение приобретает длительность условного вегетационного периода da_1, который унаследован от растений с двухфазной количественной реакцией (da_1 — условный вегетационный период, который имел бы место, если бы не было второй фотопериодической реакции, задерживающей развитие в период Pn_2). Именно эта величина (рис. 1) используется при определении текущего значения скорости развития на альтернативном фотопериодическом режиме (Клешнин, Богомолова, 1969, 1971). Длительность условного вегетационного периода лежит в широком диапазоне значений (27—110 дней), равняясь в большинстве случаев 50—80 дням. Обычно эта величина незначительно превышает длительность вегетационного периода при благоприятной длине дня dn. Разница в длинах вегетационных периодов на благоприятном и неблагоприятном режимах R_1, как правило, лежит в пределах 2—20 дней, а отношение da_1/dn — в пределах 1.03—1.49. Обе величины — R_1 и da_1/dn — у растений с качественной реакцией несколько выше, чем у растений с количественной реакцией.

Вегетационный период при благоприятной длине дня dn, как это видно из рис. 3, представляет собою сумму величин

$$dn = Pe + Pn_1 + Nn_2 + Pn_2 + Nn_3; \quad (1)$$

здесь Pe — латентный период, Pn — фотопериодически эффективные, а Nn — нейтральные периоды. Наличие латентного периода в условиях благоприятной длины дня — характерная особенность растений с качественной фотопериодической реакцией.

Латентный период колеблется в широком диапазоне значений (1—46 дней), составляя 5—65% dn. Особой длительности этот период достигает у пшениц (12—24 дней, 20—50% dn), ржи (24 дня, 28%), регнерии (26 дней, 53%), вики (27дня, 61%), клевера красного (34—46 дней, 53—62%) и других длиннодневных растений. У растений короткого дня он обычно невелик (1—14 дней). Латентный период исчезает после яровизации, и качественная фотопериодическая реакция становится количественной (Синская, Борковская, 1961).

За латентным периодом следует первый фотопериодически эффективный период Pn_1, который сравнительно невелик (2—14 дней), и составляет не более 30% вегетационного периода. Второй фотопериодически эффективный период Pn_2 представляет собою несколько бóльшую величину (4—19 дней), которая лежит в широком диапазоне относительных значений (7.0—51.5%).

В целом суммарный фотопериодически эффективный период составляет 6—26 дней, что соответствует 35—65% вегетационного периода. Остальные 35—88% этого периода находятся вне контроля длины дня.

Первый нейтральный период Nn_1 в условиях благоприятной длины дня у растений с качественной фотопериодической реакцией отсутствует совсем, он заменяется латентным периодом. Второй нейтральный период Nn_2 в большинстве случаев также редуцируется почти до нуля, сохраняясь лишь в виде небольшого изгиба кривой (рис. 3). Обычно он не превышает 10 дней (15%). Третий нейтральный период Nn_3 отличается большим не-

постоянством. Он лежит в пределах 3—47 дней и составляет 3.5—61.0% вегетационного периода.

Анализ 62 кривых, выражающих зависимость вегетационных периодов от числа благоприятных или неблагоприятных дней, показывает, что в подавляющем большинстве случаев (96.8%) остановка развития связана со второй фотопериодической реакцией и лишь в двух случаях (3.2%; пшеница-двуручка сортов Чешская и Ноэ — рис. 3, *14*) эта остановка приурочена к третьему фотопериодически эффективному периоду. Это обстоятельство свидетельствует о том, что возникновение качественной реакции либо связано преимущественно со вторым фотопериодически эффективным периодом, либо происходит главным образом у растений с двухфазной реакцией.

Особый интерес для понимания эволюции фотопериодического процесса представляет группа растений с полукачественной реакцией. К ней относятся 8 видов (9 сортов), принадлежащих к 4 семействам (*Gramineae*, *Cruciferae*, *Labiatae*, *Malvaceae*). В большинстве случаев — это растения короткого дня: *Hibiscus cannabinus*, № 021 (Невинных, 1948), *Oryza sativa*, № 2280 (Корея), сорт Там Ден (Скрипчинский, 1950; Буи Гуи Дап, Нгием Фу Шуан, 1959), *Setaria italica*, сорт Егорьевская (Трусаков, 1955), *Panicum miliaceum*, сорт Тулунское (Гжесюк, 1958), *Zea mays* — гибрид 40×43 (Дубровина, 1959), *Perilla ocymoides*, № 501 (Синская, 1961). Среди растений длинного дня с полукачественной реакцией пока найдено лишь два вида: *Triticum durum* var. *hordeiforme* (Еременко, 1938; Уайт, 1949) и *Raphanus sativus* var. *radicula*, сорт розовый с белым кончиком (Дорохов, Демусенко, 1939).

Зависимость вегетационного периода от числа благоприятных дней у этой группы растений выражается кривой Еременко (1938). Характерная особенность этой кривой — наличие положительного наклона в 45° на начальном участке кривой (*а—б*, рис. 4), это означает, что в данный период скорость развития при благоприятной длине дня равняется нулю (латентный период *Pe*). Из рис. 4 видно, что наличие латентного периода характерно для различных типов растений — с однофазной, двухфазной и трехфазной реакциями и с переменным знаком фотопериодизма. Иными словами, полукачественный характер фотопериодической реакции соответствует не столько экологической принадлежности, сколько состоянию растительного организма и конкретным условиям эксперимента.

Кривые зависимости вегетационного периода от числа неблагоприятных дней у названной группы не отличаются от соответствующих кривых для растений с обычной количественной реакцией.

Вегетационный период растений с полукачественной фотопериодической реакцией в условиях благоприятной длины дня dn сравнительно невелик (20—60 дней), а при неблагоприятном фотопериодическом режиме отличается большой длительностью, достигая 70—130 дней. Отношение *da*/*dn* в большинстве случаев лежит в пределах 1.81—3.63, а разница в длинах вегетационных периодов *da* — *dn* часто достигает 50—80 дней.

Латентный период при благоприятной длине дня у этой группы растений обычно невелик (2—12 дней), хотя и может составлять значительную часть вегетационного периода (6—36%).

Растения с полукачественной реакцией занимают промежуточное положение между растениями с количественной и качественной реакциями; у них есть латентный период в условиях благоприятной длины дня, как у растений с качественной реакцией, но нет остановки развития при прохождении второй или третьей фотопериодической реакции в условиях неблагоприятной длины дня, как у растений с количественной реакцией (Клешнин, Богомолова, 1971, 1972; Богомолова, Клешнин, 1970).

Определение текущего значения скоростей и кинетики развития у растений с качественной фотопериодической реакцией не вызывает затруднений в условиях неблагоприятной длины дня; в этом случае применяется обычный прием, описанный нами ранее (Клешнин, Богомолова, 1969). Трудности возникают при определении этих величин при благоприятной

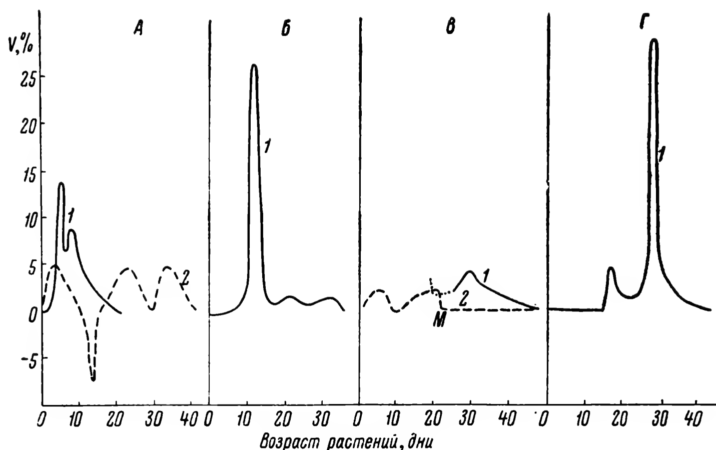


Рис. 5. Зависимость скорости развития от возраста растения при благоприятной (*1*) и неблагоприятной (*2*) длине дня.

По оси абсцисс — возраст растений, в днях; *по оси ординат* — скорость развития *V*, в % к цикл развития. *А* — *Panicum miliaceum*, сорт Тулунское; *Б* — *Oryza sativa*, сорт Там Ден; *В* — *Roegneri trachycaulon*, сорт Омская; *Г* — *Setaria italica*; *М* — точка остановки развития.

длине дня, так как отсутствует значение длительности вегетационного периода для неблагоприятного фотопериодического режима ($da=\infty$) а кривая зависимости вегетационного периода идет не от нуля (рис. 3) Поэтому для определения скоростей (в %) приходится пользоваться условной длительностью вегетационного периода da_1, а кривую кинетики развития строить с конца.

Зависимость скорости развития от возраста растений при благоприятной и неблагоприятной длинах дня для растений с качественной и полукачественной реакциями представлена на рис. 5, а кинетика развития — на рис. 6. Из кривых видно, что скорости развития у этих групп растений подчиняются одинаковым закономерностям при благоприятной длине дня и различным при неблагоприятной. В первом случае в начале вегетации в латентный период, скорость развития *V* равняется нулю у обеих групп растений (рис. 5, *А*—*Г*, 1). Во втором случае кривая скоростей имеет три максимума у растений с полукачественной (рис. 5, *А*, *2*) и два — у растений с качественной реакцией (рис. 5, *В*, *2*); последний пик исчезает, скорость развития становится равной нулю при достижении точки *М*.

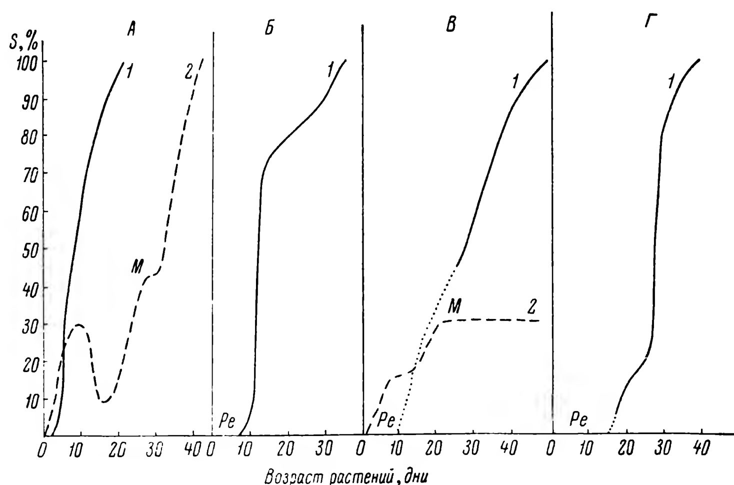


Рис. 6. Кинетика развития растений при благоприятной (*1*) и неблагоприятной (*2*) длине дня.

По оси абсцисс — возраст растений, *по оси ординат* — развитие *S*, в %. *А* — *Panicum miliaceum*, сорт Тулунское; *Б* — *Oryza sativa*, сорт Там Ден; *В* — *Roegneria trachycaulon*, сорт Омская; *Г* — *Setaria italica*. *Ре* — латентный период; *М* — точка остановки развития.

Характерно, что при благоприятной длине дня скорость развития у растений с качественной реакцией в первый фотопериодически эффективный период очень велика. В период максимальной эффективности один день благоприятного режима может равняться 17—43 дням неблагоприятного. Это соответствует скорости развития в 25—60% в день от полного цикла развития.

Минимальная скорость при неблагоприятной длине дня у растений с качественной реакцией, как и у растений с количественной реакцией, равняется либо нулю, либо отрицательной величине порядка — (0.6—8.0)%. Отрицательное значение скоростей в первый фотопериодически эффективный период установлено для 50% исследованных растений (перилла зеленая, просо, каланхоэ, овсяница луговая, шпинат — см. Younis, 1955, Гжесюк, 1958; Киршин, 1959; Мошков, 1961; Синская, 1961).

Сопоставление кинетики развития растений с полукачественной и качественной реакциями показывает, что в обоих случаях при неблагоприятной длине дня развитие начинается сразу, а при благоприятной — лишь спустя некоторый период *Pe* (рис. 6, *А*—*В*). Это явление у растений с количественной реакцией выступает лишь как тенденция, а здесь — как строгая количественная закономерность.

При неблагоприятной длине дня у растений с полукачественной реакцией развитие не задерживается на второй фотопериодической реакции (в точке *М*), а у растений с качественной реакцией этот барьер оказывается непреодолимым и они остаются в состоянии *М* неопределенно долгое время (рис. 6, *А*, *В*, *2*). Путь, пройденный растительным организмом, в этом случае может быть определен следующим уравнением

$$Sm = \frac{tm - R}{dn}; \qquad (2)$$

здесь *tm* — время, потребное для достижения точки *М* (рис. 1), а *R* — разница в длинах вегетационного периода при неблагоприятной и благоприятной длинах дня. Анализ наших и литературных данных (Евтушенко, 1959; Киршин, 1959; Синская, 1961; Мошков, 1961) показывает, что обычно растения останавливаются в развитии, пройдя уже 25—50% полного цикла (табак — 26.6—27.2, регнерия — 30.4, перилла зеленая — 45.5, овсяница луговая — 45.8, клевер красный раннеспелый — 50.6 и шпинат — 52.1%). Следовательно, общепринятое мнение, что растения при неблагоприятной длине дня находятся в вегетативном состоянии, представляет собою недоразумение. В действительности вегетативное состояние (кстати, тоже относительное) может иметь место лишь в течение латентного периода при благоприятном фотопериодическом режиме. Однако длительность этого периода для каждого сорта или вида растения должна быть строго определена.

Таким образом, подводя итог, следует сказать, что растения с качественной фотопериодической реакцией отличаются от растений с количественной реакцией существенно, хотя и связаны с последними переходной группой (растения с полукачественной реакцией). Характерная особенность растений с качественной реакцией — наличие латентного периода в условиях благоприятного фотопериодического режима и остановка развития при неблагоприятной длине дня на второй фотопериодической реакции после прохождения 25—50% пути от полного цикла развития. Растения с качественной реакцией обладают двумя типами процессов развития: один тип, характерный для латентного периода, по-видимому, контролируется температурным фактором, второй тип контролируется световым режимом.

ЛИТЕРАТУРА

Бельденкова А. Ф. (1939). Особенности стадийного развития различных форм льна. Сов. бот., 4. — Богомолова Н. Н., А. Ф. Клешнин. (1970). Кинетика развития растений длинного и короткого дня с однофазной фотопериодической реакцией. Бюлл. МОИП, отд. биол., 75, 5. — Бойко Л. А. (1969). Биологи-

ческие основы интродукции растений. — Буи Гуи Д а п и Нгием Фу Ш у а н. (1959). Световая стадия у некоторых вьетнамских сортов риса. Агробиология. 2. — Г ж е с ю к С. (1958). Некоторые особенности прохождения световой стадии у проса. Зап. Ленингр. СХИ, 13. — Д о р о х о в Л. М., А. И. Д е м у с е н к о. (1939). Исследования стадийного развития редиса. Науч. зап. Молдавск. плодоовощн. инст., 1. — Д у б р о в и н а В. А. (1959). Продолжительность световой стадии у некоторых сортов кукурузы. Агробиология, 4. — Е в т у ш е н к о Г. А. (1959). Стадийные особенности дикого вида *Nicotiana silvestris*. Тр. Инст. Бот. АН Киргизск. ССР, 4. — Е р е м е н к о В. Т. (1938). О промежуточном периоде развития и анатомо-физиологических признаках световой стадии у пшениц. ДАН СССР, 18, 8. — Ж д а н о в а Л. П. (1948). Сравнительный анализ фотопериодической индукции у растений короткого и длинного дня. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР, 6, 1. — К и р ш и н И. К. (1959). О стадийном развитии злаковых трав. Докл. и сообщ. Уральск. научн.-иссл. инст. сельск. хоз., сер. Растениеводство, 4. — К л е ш н и н А. Ф., Н. Н. Б о г о м о л о в а. (1969). К вопросу о кинетике фотопериодического процесса. Физиол. раст., 16, 5. — К л е ш н и н А. Ф., Н. Н. Б о г о м о л о в а. (1971). Кинетика развития растений длинного и короткого дня с двухфазной фотопериодической реакцией. Бюлл. МОИП, отд. биол., 76, 4. — К л е ш н и н А. Ф., Н. Н. Б о г о м о л о в а. (1972). Кинетика развития растений длинного и короткого дня с трехфазной фотопериодической реакцией. Бюлл. МОИП, отд. биол., 77, 5. — К о с о б о к о в Г. И. (1963). Рост и развитие растений кормового сорго в зависимости от светового режима. Агробиология, 2. — Л и в а н о в К. В. (1948). Длина световой стадии у стандартных сортов яровой пшеницы и особенности их формообразования на коротком дне. ДАН СССР, 59, 1. — М а у р и н я Х. А. (1956). О развитии озимой ржи после световой стадии. Зап. Ленингр. СХИ, 11. — М и р о ш н и к о в В. Н. (1960). Продолжительность световой стадии у некоторых сортов чумизы. Агробиология, 3. — М о ш к о в Б. С. (1939). Онтогенез и фотопериодизм растений. ДАН СССР, 22, 7. — М о ш к о в Б. С. (1961). Фотопериодизм растений. — Н е в и н н ы х В. А. (1948). Влияние короткого дня на развитие и рост кенафа. ДАН СССР, 59, 2. — Н о в и к о в В. А. (1953). Некоторые особенности стадийного развития растений и образование новых форм у хлебных злаков. Агробиология, 4. — П а в л о в П. (1960). Влияние на качеството и интензивността на светлината върху развитието на пшеницата. Изв. центр. науч.-исслед. инст. растениевод., София, кн. 9. — С а м ы г и н Г. А. (1946). Фотопериодизм растений. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР, 3, 2. — С и н с к а я Е. Н. (1961). Стабилизирующее или разлагающее влияние фотопериодического режима на фенотипический состав популяций периллы в связи с явлением «израстания». В кн.: Проблема популяций у высших растений. Тр. ВИР, 1. — С и н с к а я Е. Н., В. А. Б о р к о в с к а я. (1961). Влияние длины дня и температуры на фенологические спектры популяций ляллеманции. В кн.: Проблема популяций у высших растений. Тр. ВИР, 1. — С и н я г и н И. И., Н. П. М о р о з о в а. (1953). Световая стадия развития сахарной свеклы. Агробиология, 3. — С к р и п ч и н с к и й В. В. (1950). Световая стадия развития и продвижение культуры риса на север. Науч. тр. Ставропольск. СХИ, 4, Растениеводство. — Т р у с а к о в В. Ф. (1955). Влияние длины дня на развитие чумизы. Агробиология, 1. — У Л а н - п ы й. (1958). О некоторых вопросах световой стадии. Агробиология, 4. — У а й т Р. О. (1949). Возделывание сельскохозяйственных растений и окружающая среда. — Ш а и н С. С., П. И. Б о г д а н о в, А. А. К а ш м а н о в, Е. Г. К о с а р е в а, Г. И. К о с о б о к о в, Г. К. К у з н е ц о в а, А. В. М о т о в а, Н. В. Т р у с о в а, В. В. Т я м и н. (1963). Свет и развитие растений. — Ш а п к и н а Т. А. (1958). Световая стадия у красного клевера. Зап. Лен. СХИ, 13. — Щ е г л о в а О. А., А. Ф. Б е л ь д е н к о в а. (1953). Влияние светового и температурного факторов на расселение и изменчивость растений в свете стадийного развития. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 9. — Y o u n i s A. F. (1955). Studies on the photoperiodism of *Kalanchöe blossfeldiana*. I—II. Physiol. plantarum, 8, 2.

Институт физиологии растений АН СССР,
Москва
и
Всесоюзный
научно-исследовательский институт кормов,
Московская область.

Получено 4 VII 1974.

S U M M A R Y

The article regards the developmental kinetics of plants with a photoperiodic response, flowering only either on long, or on short day. The plants with a qualitative photoperiodic reaction are characterized by the presence, under the conditions of favourable day-length, of an initial latent period when rate of development equals zero. Under the conditions of unfavourable day-length regime their development stops on the second photoperiodically effective period after leaving behind 25—50% of the course of development. Plants with a qualitative photoperiodic response possess two types of processes: one controlled by the temperature factor, the other — by the light one.

УДК 581.55 (571.651)

Т. А. Комарова

МОЗАИЧНОСТЬ И КОМПЛЕКСНОСТЬ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ДОЛИНЫ РЕКИ ТАНЮРЕР (ЦЕНТРАЛЬНАЯ ЧУКОТКА)

T. A. KOMAROVA. MOSAICITY AND COMPLEXITY OF PLANT COVER IN TANYURER RIVER VALLEY (CENTRAL CHUKOTKA)

Рассматривается структура мозаичных фитоценозов и комплексов фитоценозов долины р. Танюрер — левого притока Анадыря. С помощью показателей расстояния в многомерном пространстве определялась количественная мера различия между структурными частями мозаичных сообществ и комплексов. С целью определения степени фитоценотической однородности исследуемых объектов использовался показатель плотности скоплений. Для всех мозаичных фитоценозов отмечается более высокая степень фитоценотической однородности, чем для комплексов сообществ. Наибольшее сходство между структурными частями наблюдается в мозаичных сообществах хорошо дренированных местообитаний.

При изучении горизонтальной дифференциации растительного покрова многие исследователи отмечают явления мозаичности и комплексности. Большинство из них эти понятия разграничивают, но трактуют по-разному. Некоторые авторы (Лопатин, 1958, и др.) выделяют только комплексы, включая в это понятие и мозаичные фитоценозы. Мы придерживаемся наиболее распространенной точки зрения (Сукачев, 1931; Лавренко, 1952; Сукачев и др., 1957; Миняев, 1963, и др.), согласно которой мозаичность понимается как форма проявления неоднородности сложения в пределах фитоценоза, а комплексность — как чередование нескольких фитоценозов или их фрагментов на относительно ограниченной площади. За основной структурный элемент мозаичного фитоценоза нами принята микрогруппировка по П. Д. Ярошенко (1958, 1960), а за основной элемент комплекса — фрагмент фитоценоза.

В задачу наших исследований входили изучение структуры мозаичных фитоценозов и комплексов и определение фитоценотического сходства и различия между их структурными элементами.

Изучение мозаичной и комплексной растительности проводилось нами летом 1972 г. в долине р. Танюрер — левого притока Анадыря. Основным методом исследования явилось картирование мозаичных фитоценозов на площади 10×15 м и комплексов фитоценозов на площади 20×30 м. Структурные элементы мозаичных сообществ и комплексов подробно характеризовались по видовому составу, экологическим особенностям и приуроченности к элементам нано- и микрорельефа.

Природные условия. Река Танюрер после выхода из Чукотского нагорья на протяжении более 250 км течет среди равнинной слабовсхолмленной Нижне-Анадырской депрессии. Ширина долины в среднем течении р. Танюрер достигает 5, а в нижнем — 10—12 км. Отчетливо прослеживаются низкая и высокая поймы и две надпойменные террасы. В растительном покрове поймы преобладают заросли крупных стлаников и кустарников (*Betula middendorffii*, *Duschekia fruticosa*, *Salix arctica* и др.).[1]

[1] Латинские названия видов приводятся по «Флоре СССР» и «Арктической флоре СССР» (тт. 1—6) с некоторыми уточнениями по «Своду дополнений и изменений к Флоре СССР» (тт. I—XXX)» С. К. Черепанова (1973).

На первой надпойменной террасе наиболее характерны осоково-пушицевые, пушицево-осоково-сфагновые и другие типы заболоченных тундр. Нередко встречаются старичные и термокарстовые озера. Вторая терраса развита фрагментарно и в приустьевой части почти не сохранилась. Для нее характерны кочкарные и мелкобугристые кустарничково-моховые, кустарничково-осоково-моховые и другие типы тундр.

Климат характеризуемой территории континентальный, с морозной зимой и прохладным летом. Среднегодовое количество осадков 300 мм. Наибольшее их количество выпадает в августе—сентябре.

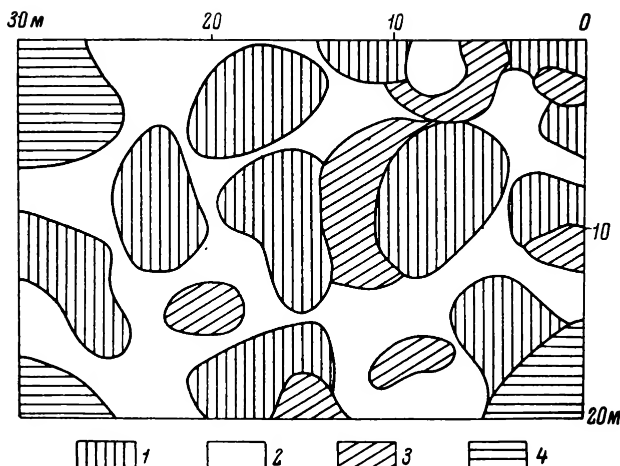
По характеру растительного покрова данная территория относится к полосе гипоарктических тундр и пересекает в широтном направлении две подзоны: южных гипоарктических тундр и крупных стлаников. Вторая подзона на карте ботанико-географического подразделения Чукотки (Юрцев, 1967, 1973) для долины р. Танюрер не отмечена. Согласно нашим наблюдениям, подзона крупных стлаников, характеризующаяся высоким участием в растительном покрове ценозов из кедрового стланика, ольховника кустарникового и березы Миддендорфа, простирается к северу от устья р. Танюрер на 60—80 км.

Развитие крупных стлаников тесно связано с режимом увлажнения и почвенно-тепловыми условиями, находящимися в непосредственной зависимости от характера рельефа. Неоднородность рельефа и условий среды определяет ярко выраженную комплексность растительного покрова, проявляющуюся в чередовании зарослей крупных стлаников и травяно-кустарничковых фитоценозов. Соотношение площадей под отдельными фрагментами комплексов меняется в зависимости от степени выраженности тех или иных факторов среды. На хорошо дренированных песчаных и супесчаных почвогрунтах с большой мощностью сезонноталого слоя ведущее положение занимают заросли кедрового стланика и ольховника, которые достигают 6—7 м высоты. Неравномерное освещение под пологом стлаников и неоднородность микрорельефа обусловливают пеструю мозаику синузий нижних ярусов, преимущественно с доминированием бореальных видов (*Rosa acicularis*, *Ribes triste*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii* и др.). В условиях ослабленного дренажа и близкого залегания мерзлоты преобладают травяно-кустарничковые фитоценозы. Заросли стлаников приобретают островной характер и не превышают 2—2.5 м высоты.

Характерным примером комплексов подзоны крупных стлаников может служить описание 33 (27 VIII 1972), проведенное на первой надпойменной террасе близ впадения р. Рыбной (рис. 1). В микрорельефе данной территории четко выражены ровные участки, плоские повышения, бугры и плоские западины. Каждый элемент микрорельефа характеризуется определенными особенностями гидротермических условий и растительного покрова. На ровных участках, образующих основной фон, развиты кустарничково-лишайниковые фитоценозы с доминированием *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *alpinum*, *Stereocaulon paschale* и др. Почвы дренированные, супесчаные, мощность сезонноталого слоя до 100—120 см. Плоские повышения (2—6 м в диам.) и их склоны покрыты зарослями кедрового стланика с примесью рододендрона золотистого и березки тощей, под которыми мощность сезонноталого слоя достигает 150 см. Бугры, имеющие относительное превышение 30—50 см и диаметр 1—4 м, покрыты березкой тощей *Betula nana* ssp. *exilis*, под сомкнутым пологом которой хорошо развиваются только брусника *Vaccinium vitis-idaea* и багульник стелющийся *Ledum decumbens*. Из-за развитого мохового покрова из *Dicranum bergeri*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* и других видов, а также торфянистого горизонта, задерживающего прогревание почвогрунтов, мощность оттаивающего горизонта не превышает 50—60 см. Плоские понижения (5—10 м в диам.) заняты фрагментами кустарничково-моховых тундр, где доминируют *Vaccinium uliginosum* ssp. *alpinum* и *Eriophorum vaginatum*. Почва торфянисто-глеевая, с глубиной протаивания сезонной мерзлоты до 40—45 см.

Рис. 1. Комплексная тундра подзоны крупных стлаников.

1 — заросли кедрового стланика на плоских повышениях, *2* — кустарничково-лишайниковая тундра на ровных участках, *3* — ерниковая тундра на буграх, *4* — голубично-пушицево-зеленомошная тундра на плоских понижениях.



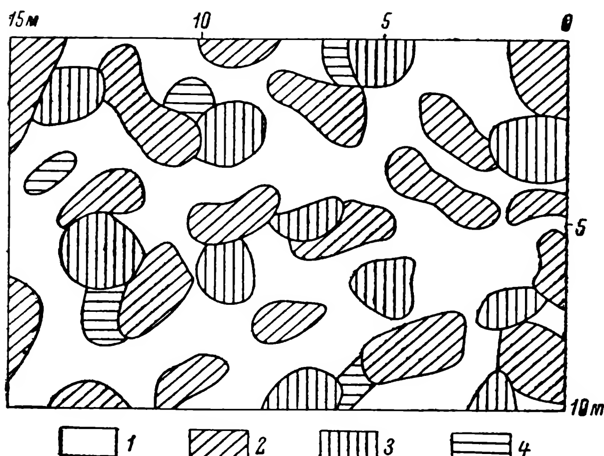
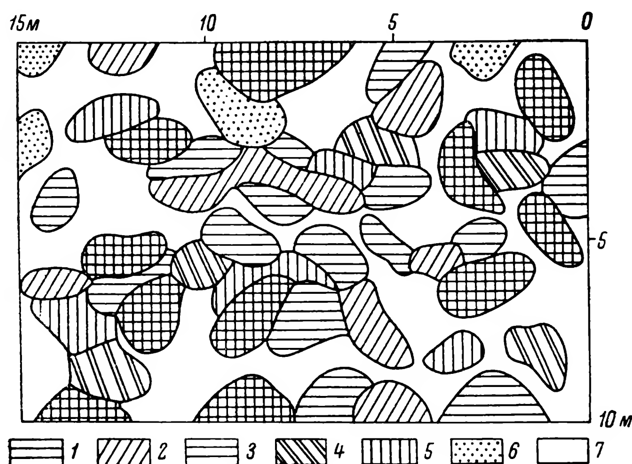


Рис. 2. Мелкобугристая кустарничково-пушицево-моховая тундра.

Микрогруппировки с доминированием: *1* — Vaccinium uliginosum ssp. alpinum, Eriophorum vaginatum, Aulacomnium turgidum, Dicranum elongatum на ровных участках; *2* — Betula nana ssp. exilis, Ledum decumbens, Vaccinium vitis-idaea, Hylocomium splendens на дернинно-торфянистых повышениях; *3* — Empetrum nigrum ssp. hermaphroditum, Arctous alpina, Dicranum bergeri, Cladonia rangiferina на торфяно-минеральных буграх; *4* — Eriophorum vaginatum, Vaccinium uliginosum ssp. alpinum, Carex stans, Sphagnum girgensohnii в микрозападинах.

Рис. 3. Куртинная кустарничково-щебнистая тундра на второй террасе р. Танюрер, близ впадения р. Голубой.

Микрогруппировки с доминированием: *1* — Arctous alpina; *2* — Betula nana ssp. exilis, Vaccinium vitis-idaea; *3* — Vaccinium uliginosum ssp. alpinum; *4* — Deschampsia sukatschewii; *5* — Rhododendron parviflorum, Vaccinium uliginosum ssp. alpinum; *6* — Dryas punctata ssp. octopetala; *7* — щебнистый субстрат.



В растительном покрове подзоны южных гипоарктических тундр преобладают полидоминантные сообщества гипоарктических и арктоальпийских кустарничков и травянистых растений с различным участием мхов и лишайников. Из крупных стлаников представлен только ольховник в виде одиночных куртин или небольших зарослей. Структура тундровых сообществ характеризуется чрезвычайной сложностью и мозаичностью, что связано главным образом с неоднородностью поверхности, обусловленной гидротермодинамическими процессами, деятельностью животных и особенностями роста растений. Четкий мозаичный характер растительного покрова наблюдается в строении кочкарных осоково-пушицевых, ерничково-осоково-пушицевых и других типов тундр, в которых господство принадлежит двум кочкообразующим видам: *Eriophorum vaginatum* и *Carex lugens*. Расположенные тесными группами кочки этих растений образуют дернинно-торфянистые повышения, для которых характерно доминирование синузии Betula nana ssp. exilis—Ledum decumbens—Vaccinium vitis-idaea.

Пестрый мозаичный характер имеют мелкобугристые кустарничково-пушицево-моховые, ерничково-осоково-моховые и другие типы тундр, распространенные на плоских слабо дренированных участках террас. Наряду с дернинно-торфянистыми повышениями в мелкобугристых тундрах широко распространены сухие мерзлые торфяно-минеральные бугры, достигающие 40—50 см высоты. На вершинах и склонах бугров возрастает участие арктоальпийских кустарничков (*Arctous alpina*, *Diapensia obovata* и др.) и кустистых лишайников (*Cladonia rangiferina*, *Cetraria cucullata* и др.).

Некоторое представление о строении мелкобугристых кустарничково-пушицево-моховых тундр дает закартированный участок на второй надпойменной террасе близ устья р. Ныкчекваам (описание 18, 15 VII 1972; рис. 2).

Четкая мозаичность структурных элементов характерна для пятнистых и куртинных тундр, встречающихся на повышенных дренированных участках террас с близким залеганием коренных пород. Основу их составляют арктоальпийские и гипоарктические кустарнички, образующие пеструю мозаику слабо взаимосвязанных синузий (рис. 3). В пятнистых и куртинных тундрах нередко образуются комплексы из фрагментов кустарничково-щебнистых, кустарничково-лишайниковых и кустарничково-мохово-лишайниковых фитоценозов, для которых характерны четкое различие мохово-лишайникового яруса и относительная однородность кустарничкового полога.

Комплексность в растительном покрове долины р. Танюрер ярко выражена в строении полигонально-валиковых, грядово-мочажинных, бугристо-мочажинных и других типов болот, развивающихся в переувлажненных низинах первой надпойменной террасы. Одной из ведущих причин возникновения комплексности в растительном покрове болот, как отмечают многие исследователи (Богдановская-Гиенэф, 1936; Пьявченко, 1953; Кац, 1961, и др.), являются экзогенные физические факторы (солифлюкция, термокарст, морозное растрескивание, движение поверхностных вод и др.), обусловливающие образование микрорельефа. Развитие последнего в дальнейшем прогрессирует с поселением растительности.

Между структурными элементами мозаичных фитоценозов и комплексов определялась количественная оценка сходства-различия с помощью показателей расстояния между ними в многомерном пространстве (Василевич, 1969) по формуле

$$R^2 = \sqrt{(x_1 - x_2)^2 + y_1 - y_2)^2 + \ldots + (z_1 - z_2)^2},$$

где x_1, $y_1 \ldots z_1$ — проективное покрытие видов первого структурного элемента, а x_2. $y_2 \ldots z_2$ — проективное покрытие видов второго структуртурного элемента.

Чем меньше расстояние, тем больше сходство между сравниваемыми компонентами как по видовому составу, так и по участию видов в сложении растительного покрова.

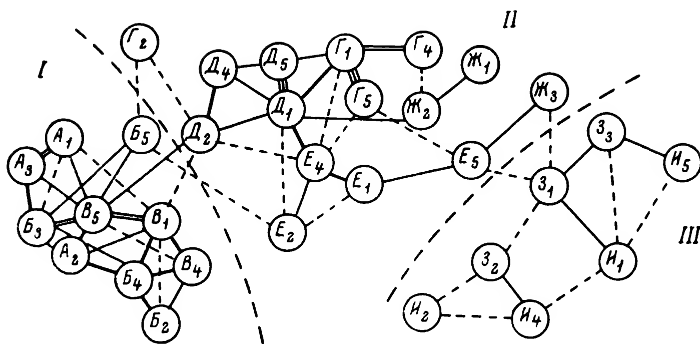


Рис. 4. Схема взаимосвязей микрогруппировок мозаичных сообществ.

Тройными линиями соединены микрогруппировки, имеющие различия 8 единиц, *двойными* — 9 ед., *жирными* — 10 ед., *сплошными* тонкими — 11 ед., *прерывистыми* — 12 ед. В кружках *буквами* обозначены фитоценозы, *цифрами* — элементы нанорельефа, соответствующие определенным микрогруппировкам.

Фитоценозы с доминированием: *А* — Ledum decumbens, Arctous alpina, Cladonia rangiferina; *Б* — Dryas punctata, Arctous alpina, Empetrum nigrum ssp. hermaphroditum, Alectoria nigricans; *В* — Arctous alpina, Vaccinium uliginosum ssp. alpinum, Stereocaulon paschale; *Г* — Vaccinium uliginosum ssp. alpinum, Betula nana subsp. exilis, Carex lugens, Ptilidium ciliare; *Д* — Betula nana ssp. exilis, Vaccinium uliginosum ssp. alpinum, Aulacomnium turgidum; *Е* — Vaccinium uliginosum ssp. alpinum, Eriophorum vaginatum, Tomenthypnum nitens; *Ж* — Eriophorum vaginatum, Vaccinium uliginosum ssp. alpinum, Carex stans; *З* — Eriophorum vaginatum, E. polystachyon, Carex stans, Sphagnum girgensohnii; *И* — Eriophorum vaginatum, Carex rotundata, Sphagnum warnstofii.

1 — ровные участки, *2* — торфяно-минеральные бугры, *3* — западины, *4* — дернинно-торфянистые повышения, *5* — плоские понижения.

I, *II* и *III* — выделенные скопления.

В связи с большим объемом вычислений показателей расстояния, мы ограничились лишь 16 описаниями, которые вошли в две выборки (одна для мозаичных сообществ и другая для комплексов). Первая выборка, ограниченная контуром подзоны южных гипоарктических тундр, представлена 9 описаниями мозаичных сообществ. Вторая выборка, относящаяся к подзоне крупных стлаников, включает 7 описаний комплексов фитоценозов. В обеих выборках определялось расстояние между каждой парой компонентов. Полученные показатели парных расстояний сводились в корреляционные матрицы и затем строились схемы взаимосвязей между компонентами (рис. 4, 5).

Как видно из схем (рис. 4, 5), в каждой выборке выделились по 3 скопления, объединяющих элементы с наименьшими значениями R^2 и соответственно наибольшим сходством. Компоненты с промежуточным расположением относились в то скопление, с элементами которого они составляли наименьшее среднее арифметическое значение парных расстояний. При сравнении элементов разных скоплений выявляются их четкие различия во флористическом составе и экологических особенностях. В обеих выборках в скоплениях *I* преобладают компоненты, в которых ведущее значение принадлежит растениям криоксерофитного ряда (*Arctous alpina*, *Empetrum nigrum* ssp. *hermaphroditum*, *Cladonia rangiferina* и др.). Скопления *III* объединяют компоненты, в которых доминируют растения оксилогигрофитного ряда (*Eriophorum polystachyon*, *Carex stans*, *Sphagnum girgensohnii* и др.). Компоненты, входящие в скопление *II*, являются промежуточными и включают преимущественно растения криомезофитного ряда (*Vaccinium uliginosum* ssp. *alpinum*, *Eriophorum vaginatum*, *Dicranum elongatum* и др.).

В выборке мозаичных сообществ микрогруппировки одного фитоценоза относятся к одному и тому же множеству. По своему объему выделенные множества соответствуют определенным классификационным единицам растительности. Множество *I* соответствует кустарничково-лишайниковой формации сухих местообитаний; множество *II* — осоково-пушицево-кустарничково-зеленомошной группе ассоциаций слабо дренированных местообитаний; множество *III* — заболоченной пушицево-осоково-сфагновой группе ассоциаций. Анализ данных корреляционной матрицы мозаичных сообществ и распределения микрогруппировок в скоплениях (рис. 4) показывает определенные различия в степени фитоценотической близости

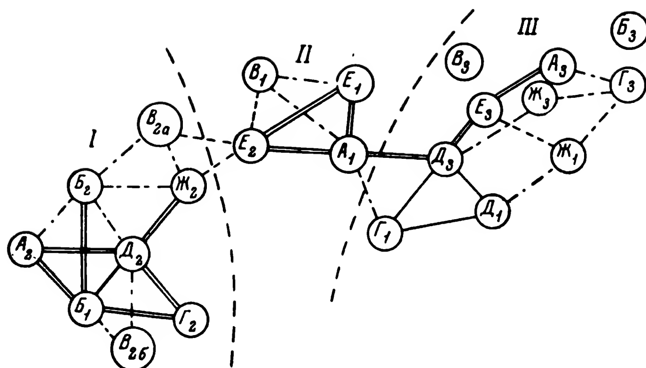


Рис. 5. Схема взаимосвязей фрагментов комплексов.

Жирной линией соединены фрагменты, имеющие различие 10 ед.; *сплошными тонкими* — 11 ед., *штриховыми* — 12 ед., *штрих-пунктирными* — 13 ед., *двойными тонкими* — 14 ед. В кружках *буквами* обозначены описания комплексов, *цифрами* — элементы микрорельефа (*1* — ровные участки, *2* — микроповышения, *3* — микропонижения).

$А_1$ — фрагмент фитоценоза Pinus pumila—Rhododendron aureum—Ledum decumbens; $А_2$ — Vaccinium uliginosum ssp. alpinum—Betula nana ssp. exilis—Cladonia rangiferina; $А_3$ — Vaccinium uliginosum ssp. alpinum—Eriophorum vaginatum—Rubus chamaemorus—Sphagnum girgensohnii; $Б_1$ — Vaccinium uliginosum ssp. alpinum—Arctous alpina—Cladonia rangiferina; $Б_2$ — Betula nana ssp. exilis—Ledum decumbens—Vaccinium vitis-idaea—Cladonia rangiferina; $Б_3$ — Duschekia fruticosa—Betula middendorffii—Ledum decumbens; $В_1$ — Vaccinium uliginosum ssp. alpinum—Ledum decumbens—Stereocaulon paschale; $В_{2а}$ — Pinus pumila—Betula nana ssp. exilis—Rhododendron aureum: $В_{2б}$ — Betula nana ssp. exilis—Ledum decumbens—Vaccinium vitis-idaea—Pleurozium schreberi; $В_3$ — Eriophorum vaginatum—Vaccinium uliginosum ssp. alpinum—Dicranum elongatum; $Г_1$ — Pinus pumila—Ledum decumbens—Tomenthypnum nitens; $Г_2$ — Vaccinium uliginosum ssp. alpinum—Arctous alpina—Cladonia rangiferina; $Г_3$ — Eriophorum vaginatum—Carex globularis—Sphagnum girgensohnii; $Д_1$ — Pinus pumila—Ledum decumbens—Sphagnum girgensohnii; $Д_2$ — Betula nana ssp. exilis—Arctous alpina—Cladonia rangiferina; $Д_3$ — Pinus pumila—Carex stans—Rubus chamaemorus—Sphagnum girgensohnii; $Е_1$ — Duschekia fruticosa—Eriophorum vaginatum—Vaccinium uliginosum ssp. alpinum—Dicranum elongatum; $Е_2$ — Pinus pumila—Betula nana ssp. exilis—Ledum decumbens—Dicranum bergeri; $Е_3$ — Duschekia fruticosa—Eriophorum vaginatum—Sphagnum girgensohnii; $Ж_1$ — Pinus pumila—Vaccinium uliginosum ssp. alpinum—Eriophorum vaginatum—Carex lugens—Sphagnum girgensohnii; $Ж_2$ — Betula nana ssp., exilis—Empetrum nigrum ssp. hermaphroditum—Vaccinium vitis-idaea—Dicranum bergeri; $Ж_3$ — Vaccinium uliginosum ssp. alpinum—Eriophorum vaginatum—Carex stans—Sphagnum girgensohnii.

I—III — выделенные скопления.

и обособленности структурных компонентов, расположенных на разных элементах нанорельефа. Наиболее фитоценотически обособлены микрогруппировки торфяно-минеральных бугров ($А_2$, $Г_2$, $Д_2$ и др.). В множестве *II* микрогруппировки бугров наиболее близки по эколого-фитоценотическим особенностям к микрогруппировкам ровных участков и плоских понижений множества *I*, а микрогруппировки плоских понижений и западин фитоценотически более сходны с элементами ровных участков множества *III*.

В выборке комплексов фитоценозов выделенные скопления включают фрагменты из различных комплексов. Определенная иерархия классификационных единиц здесь не наблюдается. Фрагменты фитоценозов разных скоплений отличаются по экологическим особенностям и положению в микрорельефе. В множество *I* входят преимущественно элементы микроповышений с хорошо дренированными почвами, множество *III* объединяет элементы микропонижений и ровных участков с ослабленным дренажем. Фрагменты множества *II* по экологическим особенностям занимают промежуточное положение.

Количественной мерой фитоценотической однородности мозаичных сообществ и комплексов может служить показатель плотности скоплений, являющийся обратной величиной среднего значения парных расстояний,

$$Q = \frac{1 \cdot 100}{\bar{R}}, \quad \bar{R} = \frac{2}{n(n-1)} \sum_{i>j=1}^{n} R(x_i, x_j),$$

где Q — плотность скоплений, $\bar{R}$ — среднее значение парных расстояний R между элементами заданного множества.

Во избежание очень мелких цифровых данных величина плотности скоплений умножалась на 100.

Чем больше показатель плотности скоплений, тем выше сходство между структурными элементами и фитоценотическая однородность мозаичного сообщества или комплекса. Ниже приводятся показатели плотности скоплений каждого описания обеих выборок (см. таблицу).

Соотношение показателей плотности скоплений в мозаичных сообществах и комплексах

	Плотность скоплений								
	$Q_А$	$Q_Б$	$Q_В$	$Q_Г$	$Q_Д$	$Q_Е$	$Q_Ж$	$Q_З$	$Q_И$
Мозаичные сообщества	8.92	8.33	9.7	7.4	7.81	8.13	7.69	7.14	6.89
Комплексы	5.55	6.66	5.88	6.0	6.53	6.41	6.02	—	—

Сравнение данных, приведенных в таблице, показывает, что любое мозаичное сообщество имеет более высокие показатели плотности скоплений, чем любой комплекс. Наиболее высокая плотность скоплений и соответственно наибольшая фитоценотическая однородность отмечаются в мозаичных фитоценозах формации кустарничково-лишайниковых тундр (описания *В*, *А* и *Б*). По мере увеличения увлажненности и заболоченности тундровых сообществ возрастают эколого-фитоценотические различия и степень обособленности микрогруппировок. Наибольшее фитоценотическое различие между микрогруппировками наблюдается в заболоченных осоково-пушицево-сфагновых тундрах (описание *И*).

Менее четко эта зависимость проявляется в комплексах; для более полного выявления зависимостей требуется значительно большая выборка, чем в настоящей работе.

Выводы

1. Мозаичность в растительном покрове долины р. Танюрер в значительной степени обусловлена неоднородностью нанорельефа, а комплексность — неоднородностью микрорельефа.

2. Фрагменты фитоценозов в комплексах более отграничены и фитоценотически обособлены, чем микрогруппировки мозаичных сообществ.

3. Наиболее высокое сходство между структурным элементами наблюдается в мозаичных сообществах хорошо дренированных местообитаний. По мере ухудшения дренированности почв и увеличения заболоченности тундровых сообществ возрастают эколого-ценотические различия между микрогруппировками.

4. В мозаичных сообществах гипоарктических тундр наибольшая фитоценотическая обособленность характерна для микрогруппировок бугров.

ЛИТЕРАТУРА

Богдановская-Гиенэф И. Д. (1936). Образование и развитие гряд и мочажин на болотах. Сов. бот., 6. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Кац Н. Я. (1961). О классификации болот. Бот. ж., 46, 4. — Лавренко Е. М. (1952). Микрокомплексность и мозаичность растительного покрова степей как результат жизнедеятельности животных и растений. Тр. БИН АН СССР, сер. 3. Геоботаника, 8. — Лопатин В. Д. (1958). О микрокомплексности растительного покрова. Сообщ. Сахалин. комплексн. инст., 6. — Миняев Н. А. (1963). Структура растительных ассоциаций. Растительность Крайнего Севера и ее освоение, 4. — Пьявченко Н. И. (1953). К познанию природы грядово-мочажинных болотных комплексов карельского типа. Тр. Инст. леса АН СССР, 13. — Сукачев В. Н. (1931). Основные руководящие идеи в изучении типов леса. Тр. и исслед. по лесн. хоз. и лесн. промышл., 18. — Сукачев В. Н., С. В. Зонн, Г. П. Мотовилов. (1957). Методические указания к изучению типов леса. — Юрцев Б. А. (1967). Ботанико-географические исследования на Западной и Центральной Чукотке в 1964—1966 гг. Бот. ж., 52, 7. — Юрцев Б. А. (1973). Бота-

нико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры. Бот. ж., 58, 7. — Я р о ш е н к о П. Д. (1958). Горизонтальное расчленение растительного покрова. Бот. ж., 43, 3. — Я р о ш е н к о П. Д. (1960). Горизонтальное расчленение растительных сообществ. Вопросы ботаники, 3.

Биолого-почвенный
институт ДВНЦ АН СССР,
г. Владивосток.

Получено 10 V 1974.

S U M M A R Y

The article regards the structure of mosaic phytocoenoses and complexes of phytocoenoses of the Tanyurer river valley, a left tributary of Anadyr. Using indices of distance in many-dimensional space the quantitative measure of difference between structural parts of mosaic communities and complexes has been determined. With the purpose of defining the degree of phytocoenotic uniformity of objects under study the index of density of accumulations has been used. In all the mosaic phytocoenoses a higher degree of phytocoenotic uniformity is noted than in complexes of communities. The highest similitude among the structural parts is observed in mosaic communities of well drained habitats.

УДК 581.524.3 : 582.632.2 : 634.948 (478.9)

К. Р. Витко

О ДИНАМИЧЕСКИХ ПРОЦЕССАХ В ЛЕСАХ ИЗ *QUERCUS PUBESCENS* В МОЛДАВИИ

K. R. VITKO. ON THE DYNAMIC PROCESSES IN THE *QUERCUS PUBESCENS* FORESTS IN MOLDAVIA

На стационарном участке (Гербовецкая лесная дача, Ново-Аненский район Молдавской ССР) проведены наблюдения за многолетними (в течение 1958—1974 гг.) изменениями растительности полян в ксероморфных лесах из *Quercus pubescens*, представляющих антропогенные куртинно-полянные системы. Мозаичная растительность полян рассматривается как комплекс фрагментов фитоценозов. При отсутствии выпаса и сенокошения происходят вытеснение степного разнотравья, типчака (*Festuca valesiaca*) и полукустарничков (*Teucrium chamaedrys*) лесной ксеромезофильной длиннокорневищной осокой *Carex michelii*, а также разрастание некоторых видов кустарников и второстепенных древесных пород (*Prunus spinosa*, *Acer tataricum*).

Леса из *Quercus pubescens*,[1] или гырнецы, — наиболее засухоустойчивые леса южной Молдавии. Они образуют здесь северо-восточный форпост ареала лесов этой формации. В настоящее время эти леса сохранились в виде небольших массивов. Для района их распространения характерны гряды холмов высотой 180—250 м над ур. м. с мягкими волнистыми очертаниями. Под лесами из дуба пушистого сформировался особый тип почв с очень высоким содержанием гумуса — ксерофитно-лесные черноземы (Крупеников, 1967). Климат района умеренно-континентальный, среднегодовая температура воздуха — 9.4—9.9°, годовое количество осадков — 380—440 мм.

Гырнецовым лесам Молдавии как очень своеобразному ксероморфному типу леса посвящена обширная литература (Турский, 1875; Липский, 1889; Зеленецкий, 1891; Штурм, 1896; Высоцкий, 1913; Пачоский, 1914; Borsa, 1937; Гейдеман, 1949, 1952, 1966, 1970; Гейдеман и др., 1964; Андреев, 1950, 1957; Кононов, 1957; Николаева, 1959, 1963; Витко, 1966; Лазу, 1973). Комплексная характеристика их дана в сборнике «Гербовецкий лес» (1970).

Все авторы подчеркивают, что эти леса приурочены к наиболее засушливым местообитаниям — верхним частям южных, западных, реже восточных склонов, где имеют важное водоохранное и почвозащитное значение. В большинстве случаев они не образуют сплошных массивов, а расчленены на куртины кривоствольного дубняка и чередуются с полянами различного размера. Сомкнутость древостоя колеблется от 0.2 до 0.8. Господствует дуб пушистый, и в небольшом обилии присутствуют еще 10 видов древесных пород. Кустарниковый ярус также неравномерен по густоте; в нем наиболее постоянны и часто обильны *Prunus spinosa* s. l. и *Cotinus coggygria*. Для травяного яруса характерны богатый видовой состав (387 видов), высокая видовая насыщенность, экологическая неоднородность, комплексность и мозаичность структуры (Николаева, 1963).

[1] Латинские названия приводятся по «Определителю высших растений Молдавской ССР» Т. С. Гейдеман (1975).

В связи со специфической и сложной структурой гырнецовых лесов возник дискуссионный вопрос о природе их полян (Гейдеман, 1970). По В. Н. Андрееву (1950, 1957), В. Н. Кононову (1957) и Г. А. Шабановой (1969), гырнецы являются своеобразной южной лесостепью, где оба типа растительности — лес и степь — зональны. На основании детального сравнительного анализа видового состава куртин и полян Гейдеман (1949, 1952) и Николаева (1959, 1963) пришли к выводу, что поляны сформировались в результате нерациональной хозяйственной деятельности. Разрешение этих научных разногласий возможно лишь путем дальнейшего детального изучения лесов из дуба пушистого с самых различных точек зрения (Гейдеман, 1970). Бесспорно, в этом немаловажную роль играют выяснение взаимоотношений растительности куртин и полян, а также изучение многолетних изменений структуры сообществ.

Динамической связи ксеротермных лесов и лесных полян, а также классификации опушечных сообществ посвящен ряд крупных исследований, проведенных представителями западноевропейской фитоценотической школы (Tansley, 1911; Ellenberg, 1966; Jakucs, 1972; Dierschke, 1974). Разработка этой проблемы заставила некоторых авторов (Jakucs, 1972) отойти от использования исключительно флористико-социологического анализа и «больше учитывать физиономию и структуру сообществ, сближаясь этим с советской (русской) геоботанической школой» (Нешатаев, 1973 : 1394). В этих работах выводы о динамических связях основаны на большом количестве описаний, выполненных на полянах, в различных элементах опушки и в сомкнутом лесу, но в них нет данных о временных изменениях на конкретных участках.

В отечественной литературе все чаще дается оценка куртинно-полянным комплексам как системе (Грин и др., 1970; Утехин, 1972; Казанская, 1973). Н. С. Казанская (1973) считает, что куртинно-полянные комплексы возникают за границей устойчивости коренного фитоценоза и являются полуприродной антропогенной пластичной системой, в значительной степени саморегулируемой.

Впервые вопрос о флористическом и структурном взаимодействии куртин и полян гырнеца подняла Гейдеман (1949). Ею высказана мысль, что большой процент общих видов в обеих частях комплекса (2/3 общего списка) свидетельствует о несомненной связи куртин и полян в структурном и генетическом отношениях. На основании анализа флористического списка (составленного более 25 лет тому назад) Гейдеман пришла к выводу, что происходит интенсивное проникновение степных элементов на поляны гырнеца, а далее — части их в куртины. В качестве источника степных видов рассматриваются окружающие гырнец безлесные пространства.

Прогрессирующее остепнение молдавских гырнецов отметила и Николаева (1963) на основании описаний, выполненных ею в 1950—1953 гг. Выделенные ассоциации она рассматривает как стадии деградации данного типа леса под влиянием хозяйственной деятельности, указывая, что этот процесс сопровождается снижением бонитета дуба пушистого и увеличением роли степных и сорных видов. Одной из наиболее нарушенных является ассоциация остепненного куртинного гырнеца Quercetum pubescentis stepposum, за которой следует стадия кустарниковых зарослей с дубом пушистым — Quercetum pubescentis fruticosum.

Эти выводы о динамических процессах сделаны на основании анализа описаний ассоциаций гырнеца, соответствующих различным стадиям его деградации. Однако сведения о многолетних изменениях их конкретных фитоценозов отсутствовали.

В настоящей статье рассматриваются изменения растительности на полянах остепненного куртинного гырнеца, происшедшие за 16 лет.

В 1958—1961 гг. мы проводили стационарные эколого-фитоценотические наблюдения в остепненном куртинном гырнеце на территории Гербовецкой лесной дачи (Витко, 1966), массив которой расположен на водораздельном плато в Ново-Аненском районе Молдавской ССР.

Стационарный участок находится на высоте 160 м над ур. м. в верхней, пологой (3—4°) части склона западной экспозиции. Водоснабжение осуществляется только за счет атмосферных осадков при среднегодовом их количестве 435 мм. Почва — слабооподзоленный тяжелосуглинистый чернозем на лёссовидном суглинке; водный режим почвы непромывной. Влага весеннего промачивания обычно быстро исчезает в июне. В летние месяцы запасы доступной влаги в основной корнеобитаемой толще почвы характеризуются малыми величинами (менее 20 мм). Заметно изменяется влажность только верхнего 10-сантиметровово слоя. В отдельные засушливые периоды доступная влага в нем отсутствует. Весной запасы влаги в почве больше на полянах, летом — в куртинах. В отдельные дни относительная влажность припочвенного слоя воздуха на полянах снижалась до 13%, а температура поверхности ветоши достигала 39°. Все это свидетельствует о довольно напряженном экологическом режиме в остепненном куртинном гырнеце и особенно на полянах.

Анализ показателей водного режима произрастающих здесь растений свидетельствует о том, что разные жизненные формы приспособились к этим условиям неодинаково. Древесные и кустарниковые породы характеризуются наиболее устойчивым водным балансом (особенно дуб пушистый и скумпия), тогда как у травянистых видов он более напряжен и подвижен. Например, у *Glechoma hirsuta* и *Vinca herbacea* водный дефицит в августе достигал соответственно 61 и 63%; у многих видов наблюдались подвядание и интенсивное отмирание нижних листьев.

В 1958 г. нами было проведено детальное картирование растительности стационарного участка (площадью 1 га) в масштабе 1 : 250 с нанесением на план всех фрагментов фитоценозов [2] и пятен. В большинстве фрагментов сделаны полные геоботанические описания. В 1958—1961 гг. на 12 постоянных однометровых площадках мы проводили регулярные фенологические наблюдения; кроме того, визуально отмечали изменения растительности на всем участке. В 1974 г. была вновь закартирована растительность тех же полян и сделаны полные геоботанические описания фрагментов. С 1958 по 1974 г. на полянах не производился выпас и не было регулярного сенокошения.

Приводим описание стационарного участка по состоянию на 1958 г.

В пределах пробной площади около $^1/_3$ занимают поляны и $^2/_3$ — куртины. Древостой состоит почти исключительно из дуба пушистого порослевого происхождения (3—4 оборота рубки), 35 лет, V^a бонитета. Высота дуба в среднем 5—6, местами — 4—4.5 м. Диаметр стволов от 4—7 до 12 см; деревья расположены порослевыми группами (по 5—7 стволов, отходящих от одного пня). Сомкнутость полога в среднем 0.4—0.5. Кроме дуба пушистого, в сложении древостоя участвуют *Quercus robur*, *Acer tataricum*. Встречаются единичные деревья *Fraxinus excelsior*, *Pyrus elaeagnifolia*, *P. communis*.

Главный компонент кустарникового яруса — *Prunus spinosa* — образует в некоторых куртинах труднопроходимые заросли. Единично, но постоянно встречаются *Crataegus monogyna*, *Cotinus coggygria*, *Rhamnus cathartica*, еще реже — *Cornus mas*, *Ligustrum vulgare*, *Swida sanguinea*.

Травяной ярус под пологом сильно разрежен (покрытие в среднем 5—10%) и неравномерен по структуре. Покрытие несколько возрастает к опушкам; кроме того, пятна с высоким обилием образуют некоторые корневищные виды: *Asparagus tenuifolius*, *Polygonatum latifolium*, *Brachypodium pinnatum*.

Наиболее постоянны и обильны виды светлых лесов и кустарниковых зарослей: *Polygonatum latifolium*, *Glechoma hirsuta*, *Lithospermum purpureo-caeruleum*, *Vinca herbacea*; виды остепненных лугов и луговых степей: *Poa angustifolia*, *Fragaria viridis*, *Veronica chamaedrys*, *Geum urbanum*, *Thalictrum minus*; из степняков под полог заходят *Festuca valesiaca*, *Carex praecox*, а также некоторые представители разнотравья.

[2] В дальнейшем для краткости мы их будем называть фрагментами.

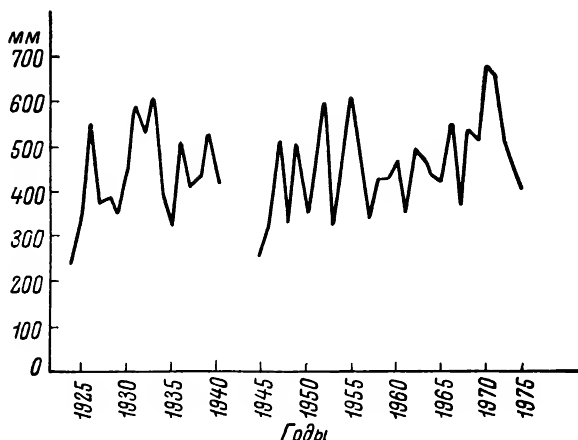


Рис. 1. Годовое количество осадков (мм) в районе Гербовецкой лесной дачи за 1924—1974 гг. (по данным Тираспольской метеостанции Молдавской ССР)

По оси ординат — годовое количество осадков; *по оси абсцисс* — годы наблюдений.

Главную роль в сложении травяного яруса куртин играют корневищные злаки *Poa angustifolia*, *Brachypodium pinnatum*; корневищные осоки *Carex michelii*, *C. praecox*, коротко- и длиннокорневищное разнотравье. Роль дерновинных злаков и полукустарничков незначительна.

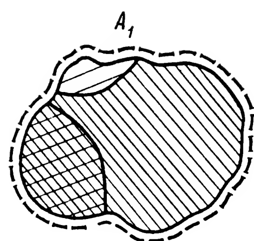
На небольших полянах (25—30 м²), как и в куртинах, преобладают мезофильные и ксеромезофильные элементы лесолугового комплекса. Проективное покрытие здесь равно 20—30%, задернение слабое. Обычно доминирует *Poa angustifolia*, реже — *Carex michelii*. Рассеянно и единично встречаются небольшие (30—50 см) кусты *Prunus spinosa*, *Rosa crenatula* и 1—2-летний самосев дуба пушистого.

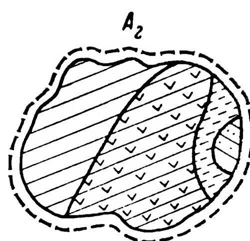
Для крупных полян характерна фрагментарность травяного покрова. Нам не удалось выявить приуроченность фрагментов к определенным формам микрорельефа, который на полянах гырнеца слабо выражен. Распределение фрагментов в значительной степени зависит от условий освещения в той или иной части поляны (Витко, 1966). Участки, затеняемые в течение наиболее продолжительного времени, заняты фрагментами с преобладанием *Poa angustifolia* или *Carex praecox*. Видовой состав их близок к травостою куртин, проективное покрытие низкое, вертикальное сложение — 2—3-ярусное. Центральные части полян, хорошо освещаемые бóльшую часть дня, занимают преимущественно фрагменты с доминированием типчака *Festuca valesiaca*. Обилие типчака здесь от cop_{1-2} до cop_3. Проективное покрытие увеличивается до 60—70, а местами — до 80—90%; возрастает число ярусов за счет высокого разнотравья. В роли содоминанта обычны *Medicago romanica* и *Teucrium chamaedrys*; последний местами образует самостоятельные фрагменты, в которых проективное покрытие несколько снижается по сравнению с типчаковыми. Еще реже встречаются фрагменты с преобладанием *Thymus marschallianus*, здесь проективное покрытие ниже, иногда заметны следы смыва почвы. Однородность структуры вышеназванных фрагментов местами нарушается за счет разрастания некоторых видов разнотравья. Пятна, или «латки», образуют *Orobus pallescens*, *Salvia moldavica*, *Medicago romanica*. Иногда виды разнотравья доминируют, создавая самостоятельные фрагменты, напоминающие по своей структуре первичные заросли. Они характеризуются высоким проективным покрытием, простой вертикальной структурой (обычно 2 яруса), обедненным видовым составом.

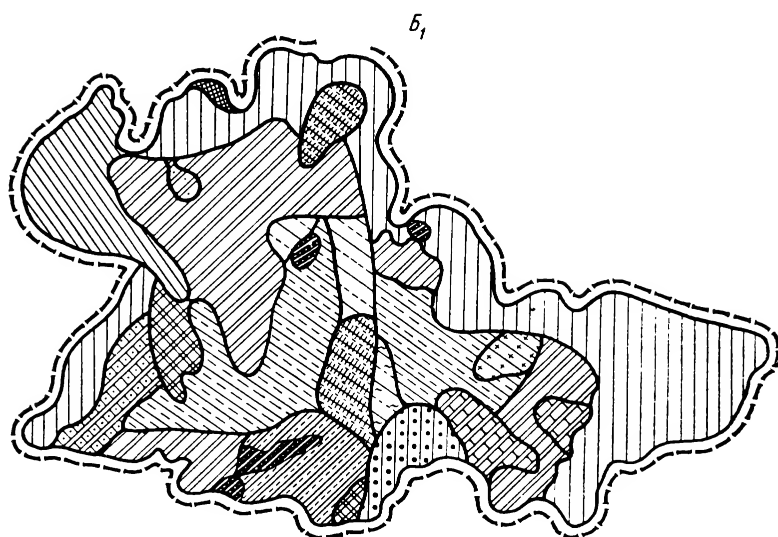
В целом в сложении травостоя крупных полян основную роль играют дерновинные злаки, полукустарнички, а также стержнекорневое и короткокорневищное разнотравье.

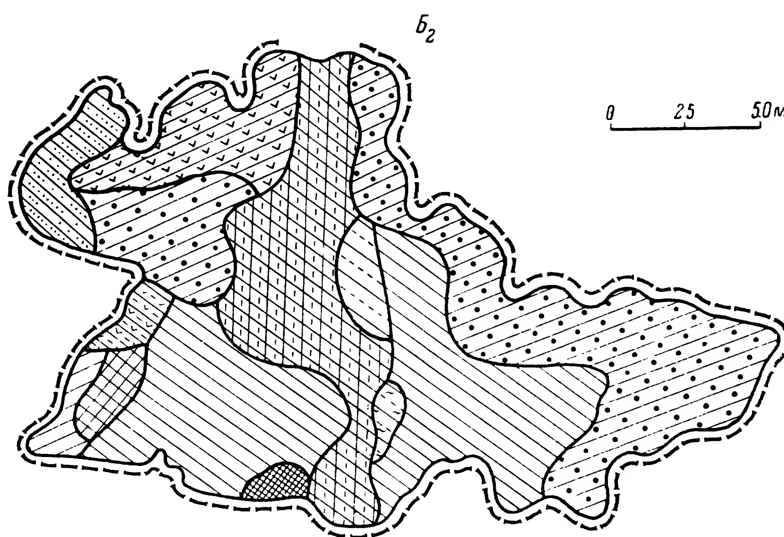
Из сказанного видно, что обследованный участок гырнеца испытал сильное антропогенное воздействие, связанное с многократными рубками, сенокошением и выпасом, которые здесь осуществлялись до 1958 г.

По сумме осадков 1958 и 1974 гг. были довольно сходными (рис. 1). Однако в 1958 г. весна была поздней и влажной, в почве накопились сравнительно большие запасы доступной влаги, составлявшие 240 мм в кур-


А1


А2


Б1


Б2
0
2.5
5.0м

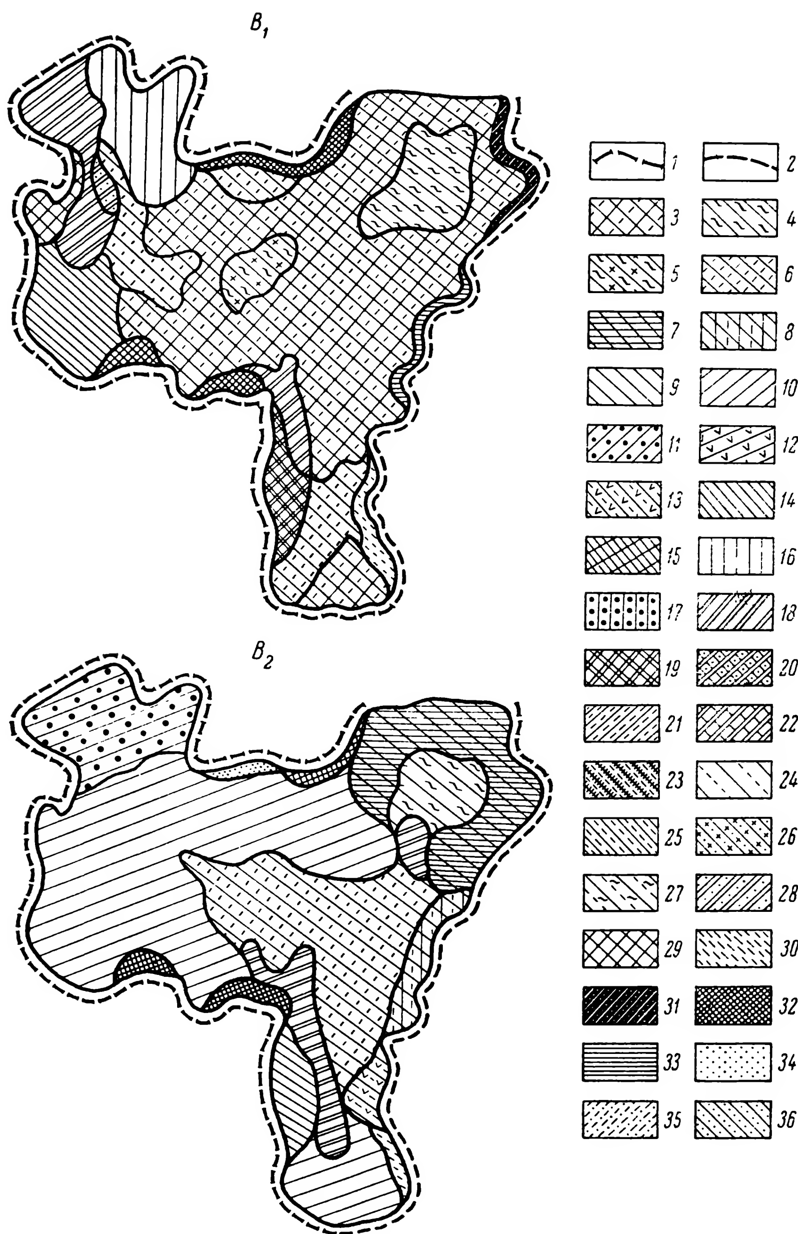


Рис. 2. Изменения растительности полян гырнеца за 16 лет (1958—1974 гг.).

А$_1$, *А*$_2$ — малая поляна в 1958 и 1974 гг.; *Б*$_1$, *Б*$_2$ — большая поляна, окруженная дубами; *В*$_1$, *В*$_2$ — большая поляна, граничащая с одной стороны с зарослями кустарников, в те же годы; *1* — граница с куртинами дуба; *2* — граница с зарослями кустарников; фрагменты фитоценозов: *3* — Festuca valesiaca (cop$_2$)+Teucrium chamaedrys; *4* — Festuca valesiaca (cop$_2$)+Teucrium chamaedrys+Koeleria cristata; *5* — Festuca valesiaca (cop$_2$)+Teucrium chamaedrys+Stipa capillata; *6* — Festuca valesiaca (cop$_3$)+Teucrium chamaedrys; *7* — Festuca valesiaca (cop$_2$)+разнотравье+Prunus spinosa; *8* — Festuca valesiaca (cop$_2$)+Elytrigia intermedia; *9* — Carex michelii (cop$_1$)+Festuca valesiaca (cop$_1$)+Prunus spinosa; *10* — Carex michelii (cop$_2$)+Carex praecox+Poa angustifolia; *11* — Carex michelii(cop$_1$)+Carex praecox+Poa angustifolia; *12* — Carex michelii (cop$_2$)+Poa angustifolia; *13* — Carex michelii (cop$_1$)+Elytrigia intermedia; *14* — Carex praecox (cop$_1$)+Carex michelii (sp); *15* — Carex praecox (cop$_1$)+Carex michelii+Poa angustifolia+Elytrigia intermedia; *16* — Poa angustifolia (cop$_1$)+Carex praecox; *17* — Poa angustifolia (cop.$_1$)+Amygdalus nana+Carex praecox; *18* — Teucrium chamaedrys (cop$_2$)+Festuca valesiaca (sp); *19* — Teucrium chamaedrys (cop$_1$)+Elytrigia intermedia; *20* — Teucrium chamaedrys (cop$_1$)+Festuca valesiaca (cop$_1$); *21* — Teucrium chamaedrys (cop$_1$)+Poa angustifolia+Carex michelii; *22* — Teucrium chamaedrys (cop$_1$)+Vicia tenuifolia; *23* — Thymus marschallianus; *24* — Salvia moldavica (cop$_2$)+Orobus pallescens (cop$_1$); *25* — Orobus pallescens (cop$_2$)+Medicago romanica (cop$_1$); *26* — Salvia moldavica (cop$_1$)+Orobus pallescens (cop$_1$)+Trinia ucrainica; *27* — Plantago stepposa (cop$_1$)+Salvia moldavica+Medicago romanica: пятна: *28* — Orobus pallescens (cop$_3$), *29* — Elytrigia intermedia (cop$_2$), *30* — Bromopsis inermis (cop$_2$). *31* — Vicia tenuifolia (cop$_3$), *32* — Thalictrum minus (cop$_2$), *33* — различного высокого разнотравья, *34* — Inula salicina (cop$_2$), *35* — Brachypodium pinnatum (cop$_1$), *36* — Cotinus coggygria (стелющиеся кусты).

тинах и 260 мм — на полянах. Благоприятные условия увлажнения и резкое потепление в третьей декаде апреля способствовали бурному развитию растительности. Засуха началась только в июле. 1974 г. характеризовался сильной весенней засухой, закончившейся в конце мая; таким образом, условия для вегетации в этот год были менее благоприятными. Десятилетний период, предшествующий 1958 г., был лишь несколько более засушливым, чем соответствующий период 1974 г. (рис. 1).

На рис. 2 показано распределение фрагментов фитоценозов и пятен растений на гырнецовых полянах трех типов (*А* — малая поляна; *Б* — большая поляна, окруженная дубами; *В* — большая поляна, с одной стороны граничащая с зарослями кустарников) в 1958 г. и через 16 лет — в 1974 г.

Изменение площади фрагментов фитоценозов на полянах гырнеца с 1958 по 1974 гг. (в процентах от общей площади поляны *)

Тип фрагмента и номер контура на карте (рис. 2)	Индекс поляны					
	А		*Б*		*В*	
	1958	1974	1958	1974	1958	1974
Типчаковый (3—8)	0	0	0	18.7	67.0	38.3
Дубровниковый (18—22)	0	0	35.7	0	8.4	5.4
Чебрецовый (23)	0	0	4.0	0	0	0
Разнотравный (24—27)	0	0	19.0	2.7	0	0
Мятликовый (16—17)	0	0	32.5	0	6.8	0
Осоковый с *C. praecox* (14—15)	94.2	0	6.1	0	6.2	3.8
Осоковый с *C. michelii* (9—13)	5.8	80.7	0	71.2	3.1	48.7
Пятна (28—36)	0	19.3	2.7	7.4	8.5	3.8

* Площадь полян: *А* — 26 м², *Б* — 188, *В* — 130.

Данные таблицы и рис. 2 показывают изменения растительности полян различного размера за 16 лет.

На малых полянах произошел особенно заметный сдвиг в сторону лесных условий в результате роста окружающих поляны дубов. Эти поляны как бы «ушли под полог», и травянистые виды оказались почти в постоянной полутени. Ранее здесь преобладали фрагменты с доминированием *Poa angustifolia* или *Carex praecox* (рис. 2, A_1). В 1974 г. на всех описанных нами малых полянах стала доминировать *Carex michelii* (рис. 2, A_2); при этом обилие *Poa angustifolia* и *Carex praecox* в основном сохранилось прежним, но они потеряли роль доминантов, уступив ее *C. michelii*. Таким образом, внедрение и разрастание *C. michelii* здесь произошло без снижения обилия других видов, что в целом привело к увеличению проективного покрытия травостоя (до 50—60%). Заметно увеличилась также роль *Elytrigia intermedia* и некоторых видов разнотравья, например *Galium verum*, *Betonica officinalis*. Возросло обилие кустарников, особенно терновника, который теперь достигает высоты 80—120 см и местами образует небольшие заросли. Распространилась также *Rosa crenatula*, единично встречаются 2—3-летние сеянцы дуба пушистого и других древесных и кустарниковых пород, как например, *Acer tataricum*, *Cotinus coggygria*, *Crataegus monogyna*, *Rhamnus cathartica*, *Quercus robur*.

На одной из крупных полян, окруженной со всех сторон дубами, в 1958 г. ее наиболее затененные краевые части были заняты мятликовыми фрагментами с доминированием *Poa angustifolia*, которые составляли 32.5% площади поляны (рис. 2, $Б_1$). Очень небольшим (6.1%) был фрагмент с доминированием *Carex praecox* и примесью *C. michelii* (обилие sp). В хорошо освещенной центральной части поляны преобладали дубровниковые фрагменты с *Teucrium chamaedrys* (35.7%). Его обилие было cop_1—cop_2, проективное покрытие достигало 50%. В различных фрагментах с доминированием дубровника в качестве содоминанта выступали *Elyt-*

rigia intermedia, *Festuca valesiaca*, *Poa angustifolia*. Около 19% площади занимали фрагменты разнотравья с очень высоким проективным покрытием. В роли доминантов в различных фрагментах этого типа были *Salvia moldavica*, *Orobus pallescens*, *Medicago romanica*, *Plantago stepposa*. На небольшом, слегка смытом участке почвы находился чебрецовый фрагмент (с *Thymus marschallianus*).

При повторном описании растительности поляны в 1974 г. оказалось, что происходит интенсивное проникновение *Carex michelii* из окружающих куртин (где эта осока доминирует в травяном ярусе). В результате в 1974 г. уже 71.2% площади поляны (рис. 2, $Б_2$) было покрыто фрагментами с преобладанием *Carex michelii*, которые сменили фрагменты с *Poa angustifolia*, *C. praecox* и частично дубровником. При этом распространение *C. michelii* также не сопровождалось снижением обилия *Poa angustifolia* и *C. praecox* и возрастало общее проективное покрытие, которое ранее здесь было низким. Во фрагментах с преобладанием дубровника произошло вытеснение доминанта осокой Микеля и снижение его обилия до sp.

На части территории фрагментов с преобладанием разнотравья также стала господствовать *C. michelii*, однако здесь по обилию она лишь незначительно превышает типчак (контур *9* на рис. 2), обилие которого увеличилось до cop_1. В этих типчаково-осоковых фрагментах интенсивно распространился терновник (cop_1) высотой 30—50 см. Имеются также участки, где типчак доминирует, обилие осоки пока не превышает sp, а терновник встречается единично. Эти фрагменты образовались на месте части фрагментов с преобладанием разнотравья, дубровника и чебреца. Таким образом, в отсутствие покоса и выпаса в наиболее освещенной части поляны увеличилось обилие типчака, который вытесняет дубровник, чебрец и разнотравье, т. е. в данном случае происходит снижение обилия предшествующего доминанта. Одновременно идет интенсивное наступление *C. michelii*, которая в свою очередь местами вытесняет типчак.

Другая крупная поляна (рис. 2, $В_1$) в 1958 г. частично граничила с зарослями терновника высотой менее 1 м, и поэтому освещение здесь было более интенсивным, чем на описанной выше поляне. Типчаковые фрагменты (общее проективное покрытие 60—80%, обилие типчака cop_2—cop_3, содоминант — дубровник, местами — *Koeleria cristata*, *Stipa capillata*) занимали 67.0% площади. Они подступали непосредственно к куртинам дуба и зарослям терновника, и только небольшую площадь в опушечной части покрывали фрагменты с *Poa angustifolia* (6.8%) и *Carex praecox* (6.2%). Отмечен также маленький участок с *C. michelii*. По опушкам были характерны «бордюры» из *Vicia tenuifolia*, *Thalictrum minus* и других видов высокого разнотравья. В период массового цветения разнотравья, в мае—июне, поляна выглядела очень красочно.

В 1974 г. условия освещения на поляне ухудшились в результате роста дуба и затенения со стороны зарослей кустарников, где, кроме терновника, разрослась скумпия, которая достигла 2.5 м высоты. Интенсивное внедрение осоки Микеля происходило во фрагменты всех типов (рис. 2, $В_2$). К этому времени совершенно исчезли фрагменты из мятлика и осоки ранней, почти вдвое сократилась площадь типчаковых. Во вновь образовавшихся осоковых фрагментах обилие *C. michelii* возросло до cop_1—cop_2, обилие типчака, наоборот, снизилось от cop_2—cop_3 до sp, а дубровника — от cop_1 до sp. Таким образом, на участках с высоким общим проективным покрытием осока Микеля вытесняет предшествующие доминанты. Однако надо отметить, что в сохранившихся типчаковых фрагментах обилие типчака возросло до cop_3. На поляне уменьшилось обилие разнотравья: *Medicago romanica*, *Orobus pallescens*, *Salvia moldavica*, аспекты стали менее красочными. В опушечной части почти исчезли «бордюры» *Vicia tenuifolia*, но заметно увеличилось обилие *Elytrigia intermedia* и местами началось интенсивное наступление терновника. В летнем аспекте возросла роль *Galium verum*. В целом в 1974 г. типчаковые фрагменты

сохранились здесь только на 38.3% площади, а осоковые (*C. michelii*) стали занимать 48.7%.

Анализ изменений растительности гырнецовых полян за истекший период показал, что хотя флористический состав сообществ не изменился, фитоценотическая роль многих видов стала иной. Выделяются следующие группы: 1) виды, увеличившие свое обилие, 2) виды, снизившие обилие, 3) виды с устойчивым обилием.[3]

1. Виды, увеличившие обилие: *Brachypodium pinnatum*, *Elytrigia intermedia*, *Melica transsilvanica*, *Carex michelii*, *Achillea pannonica*, *Betonica officinalis*, *Euphorbia agraria*, *Galium verum*, *Glechoma hirsuta*, *Inula salicina*, *Thalictrum minus*, *Veronica austriaca*, *Vinca herbacea*, *Viola suavis*, *Acer tataricum*, *Cotinus coggygria*, *Crataegus monogyna*, *Prunus spinosa*, *Quercus pubescens*, *Rosa crenatula*.

2. Виды, снизившие обилие: *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata*, *Stipa capillata*, *Carex praecox*, *Adonis vernalis*, *Ajuga laxmannii*, *Artemisia absinthium*, *Asperula cynanchica*, *Carduus hamulosus*, *Convolvulus arvensis*, *Falcaria vulgaris*, *Filipendula vulgaris*, *Hypericum perforatum*, *Knautia arvensis*, *Leopoldia comosa*, *Medicago romanica*, *Ranunculus meyerianus*, *Plantago stepposa*, *Potentilla impolita*, *P. semilaciniosa*, *Salvia moldavica*, *Trifolium alpestre*, *Vicia tenuifolia*, *Teucrium chamaedrys*, *Thymus marschallianus*.

3. Виды с устойчивым обилием: *Phleum phleoides*, *Poa angustifolia*, *Coronilla varia*, *Fragaria viridis*, *Iris aphylla*, *Orobus pallescens*, *O. pannonicus*, *Stachys transsilvanica*, *Verbascum austriacum*.

К видам первой группы прежде всего относится *Carex michelii*, из злаков — *Elytrigia intermedia*, *Brachypodium pinnatum*, из разнотравья — *Betonica officinalis*, *Galium verum*, *Vinca herbacea*, *Viola suavis*. Из кустарников интенсивно расселяются *Prunus spinosa*, *Rosa crenatula*, *Cotinus coggygria*, из деревьев — *Acer tataricum*.

Анализ эколого-биологических особенностей видов этой группы показал, что некоторые из них относятся к мезофильно-лесному типу и характерны для куртин гырнеца (Николаева, 1963). Например, активно распространяющаяся *Carex michelii* по типу ареала — среднеевропейский вид, заходящий в районы южной Европы (Флора СССР, т. III). Сведения об ареале *C. michelii* в сводке Мейзеля (Meusel et al., 1965) отсутствуют. Николаева (1963) относит этот вид к мезофильным лесным элементам, ранее он принадлежал к малообильным видам гырнеца. Шабанова (1969) при анализе растительности гырнецовых полян рассматривает *C. michelii* как луговолесной мезофит и приводит его с небольшим обилием только для некоторых ассоциаций. Дихору (Dihoru, Doniţă, 1970), анализируя флору плато Бабадаг в Румынии, указывает этот вид для ксеромезофильных лесов и ксерофильных лугов с индексами господства и обилия 1 и +. Ю. Р. Шеляг-Сосонко (1974) отмечает, что *C. michelii* с довольно высоким обилием встречается в дубравах с дубом черешчатым на юге Украины; в частности, он является доминантом травяного яруса в ассоциациях Quercetum aceroso(tatarici)-caricosum (michelii), Quercetum cornoso-caricosum (michelii), Quercetum cotinoso-caricosum (michelii). Для фитоценозов этих ассоциаций характерны низкий бонитет (IV—V^{a}) дуба и хорошо выраженный подлесок (сомкнутость 0.4—0.7). Сомкнутость крон значительно варьирует (0.4—0.8). Таким образом, осока Микеля зачастую произрастает под пологом в условиях довольно низкой освещенности.

К 1974 г. обилие осоки Микеля в сообществах гырнеца возросло не только на территории Гербовецкой лесной дачи, но и в других лесных массивах Молдавской ССР. Например, в лесах Молештo-Резенской дачи, расположенной также в Ново-Аненском районе, этот вид имеет обилие cop_1; он встречается под пологом дуба, но на поляны не выходит. В Логанештском лесничестве (Котовский район) осока Микеля интенсивно распространяется на полянах гырнеца.

[3] В сводном списке геоботанических описаний насчитывается 130 видов, однако нами приведены только наиболее важные для понимания динамики растительности полян.

Другой прогрессирующий вид — *Elytrigia intermedia* — является степным элементом, однако, по данным Николаевой (1963), он был в основном характерен для куртин, а в настоящее время активно разрастается на полянах.

Многие из видов первой группы — длиннокорневищные растения, т. е. характеризуются высокой вегетативной подвижностью, что помогает им интенсивно распространяться при малоблагоприятных условиях произрастания. В частности, осока Микеля, помимо корневищ, обладает хорошо развитыми столонами.

В то же время снизились обилие и постоянство некоторых видов стержнекорневого и короткокорневищного разнотравья — *Adonis vernalis*, *Hypericum perforatum*, *Medicago romanica*, *Plantago stepposa*, *Potentilla impolita*, *Trifolium alpestre*, а также полукустарничков *Teucrium chamaedrys*, *Thymus marschallianus* и осоки ранней. Большинство из них — степные элементы, ранее характерные для полян (Николаева, 1963). К этой группе относятся и сорные виды, как например, *Artemisia absinthium*, *Convolvulus arvensis*. Как мы уже отмечали, смена типчака осокой Микеля происходит только в части типчаковых фрагментов; местами, наоборот, типчак вытесняет виды разнотравья, однако первый процесс преобладает. Обилие *Poa angustifolia* в указанные годы в основном осталось тем же, но он потерял роль доминанта в результате интенсивного внедрения в его фрагменты осоки Микеля.

Выделяется также группа видов с довольно стабильным обилием, как например, *Coronilla varia*, *Fragaria viridis*.

А. М. Семенова-Тян-Шанская (1966), характеризуя сукцессии остепненных лугов Центральной лесостепи, отметила, что после прекращения сенокошения в условиях заповедного режима происходит вытеснение дерновинных злаков и степного разнотравья корневищными злаками. Аналогичное изменение растительности при отсутствии выпаса и покоса происходит и на гырнецовых полянах. Однако направление смен здесь определяет ксеромезофильная лесная длиннокорневищная осока Микеля; обилие корневищных злаков хотя и возрастает, но медленно.

Видимо, на полянах, помимо изменений условий произрастания, связанных с накоплением ветоши, большую роль играет изменение условий освещения в результате роста дуба и кустарников.

Гырнецы — ксероморфные леса из *Quercus pubescens* — находятся в Молдавии на северо-восточном пределе распространения сообществ этой формации. В результате многократных рубок в прошлом, выпаса и сенокошения они чаще всего представляют антропогенные куртинно-полянные системы. Растительность полян — это комплекс фрагментов фитоценозов, относящихся к различным типологическим категориям (степная, луговая, полукустарничковая). Не установлена связь фрагментов фитоценозов с определенными элементами микрорельефа, который на полянах гырнеца слабо выражен. Одним из факторов, определяющих фрагментарность растительности, является изменение освещения со стороны куртин, другим фактором — интенсивное антропогенное воздействие. Травостой малых полян сходен с травяным ярусом куртин; здесь интенсивно разрастаются кустарники (*Prunus spinosa*), местами возобновляются второстепенные древесные породы (*Acer tataricum*). До прекращения выпаса и сенокошения на крупных полянах наблюдалось значительное остепнение травостоя (преобладали фрагменты с доминированием *Festuca valesiaca*, *Teucrium chamaedrys*, степного разнотравья). По мере роста деревьев дуба, окружающих поляны, микроклимат последних стал более приближаться к лесному. Это обстоятельство наряду с прекращением выпаса и сенокошения способствовало мезофилизации растительности полян. Происходят вытеснение степных видов лесной ксеромезофильной длиннокорневищной осокой Микеля, которая ранее доминировала только в куртинах, а также разрастание кустарников. Таким образом, при отсутствии антропогенного воздействия в гырнецах идет интенсивный процесс восстановления

роли лесных элементов в структуре сообществ. Это еще раз подтверждает мнение, что куртинно-полянный комплекс гырнецов является динамичной, пластичной системой.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев В. Н. (1950). Растительные ресурсы Молдавии в решении проблемы травопольной системы земледелия. Доклады 1-й научн. сессии Молд. науч.-исслед. базы АН СССР, Кишинев. — Андреев В. Н. (1957). Деревья и кустарники Молдавии, 1. — Витко К. Р. (1966). Экология гырнецовой дубравы в южной Молдавии. — Высоцкий Г. Н. (1913). О дубравах в Европейской России и их областях. Лесн. ж., 43, 1—2. — Гейдеман Т. С. (1949). Ксероморфные дубравы «гырнецы» южной части Молдавской ССР. Науч. зап. Молд. науч.-исслед. базы АН СССР, II. — Гейдеман Т. С. (1952). Краткий очерк растительного покрова Молдавской ССР. Изв. Молд. ФАН СССР, 4—5 (7—8). — Гейдеман Т. С. (1966). Доклад-обобщение на соискание ученой степени доктора биологических наук на тему «Растительный покров Молдавской ССР», Кишинев. — Гейдеман Т. С. (1970). Дубравы из пушистого дуба в Молдавии. В кн.: Гербовецкий лес. Кишинев. — Гейдеман Т. С., Б. Ф. Остапенко, Л. П. Николаева, М. С. Улановский, Н. В. Дмитриева и др. (1964). Типы леса и лесные ассоциации Молдавской ССР. — Гербовецкий лес. (1970). Сборник работ по лесному хозяйству Молдавии, IV. — Грин А. М., Ю. Л. Раунер, В. Д. Утехин. (1970). Эффективность использования радиации и влаги в лесных экосистемах. Изв. АН СССР, сер. геогр., 4. — Зеленецкий Н. М. (1891). Отчет о ботанических исследованиях в Бессарабской губернии. — Казанская Н. С. (1973). Некоторые вопросы охраны растительности в рекреационных зонах. Тез. докл. V делегатск. съезда ВБО, Киев. — Кононов В. Н. (1957). Лесостепь южной части Бессарабской возвышенности. Уч. зап. Кишиневск. гос. унив., XVIII. — Крупеников И. А. (1967). Черноземы Молдавии. — Лазу С. Н. (1973). Вертикальное распределение фитомассы надземной части фитоценоза гырнецовой дубравы. Изв. АН Молд. ССР, сер. биол. и хим. науки, 2. — Липский В. И. (1889). Новые данные для флоры Бессарабии. Зап. Киевск. общ. естествоисп., X, 2. — Нешатаев Ю. Н. (1973). Пал Якуч. Динамическая связь лесов и лесных полян. 1972. (*Рец.*). Бот. ж., 58, 9. — Николаева Л. П. (1959). Элементы средиземноморской растительности в лесах южной Молдавии. Тр. объединенной науч. сессии Отд. биолог. наук АН СССР, отд. землед. ВАСХНИЛ, Молд. ФАН СССР, 1. Кишинев. — Николаева Л. П. (1963). Дубравы из пушистого дуба Молдавской ССР. — Пачоский И. К. (1914). Очерк растительности Бессарабии. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1966). Динамика степной растительности. — Турский М. К. (1875). Сообщение о лесах Бессарабии. Лесн. ж., 6. — Утехин В. Д. (1972). Растительный покров Курского стационара и его природа. В кн.: Биогеографическое и ландшафтное изучение лесостепи. М. — Шабанова Г. А. (1969). Типчаково-ковыльно-разнотравная ассоциация пушистодубовой лесостепи Молдавии. Сб. научн. статей (естеств. и матем. науки), посвященный 100-летию со дня рождения В. И. Ленина. Кишинев. — Шеляг-Сосонко Ю. Р. (1974). Ліси формації дуба звичайного на території України та їх еволюція. — Штурм В. Н. (1896). О лесах Бессарабии. Лесн. ж., 3. — Borsa A. (1937). Cercetarea fitosociologică asupra pădurilor basarabene. Bul. Grăd. Bot. şi al Muz. Bot. de la Univ. din Cluj, 17, 1—2. — Dierschke H. (1974). Saumgesellschaften im Vegetations- und Standortsgefälle an Waldrändern. Scripta Geobotanica, 6. — Dihoru Gh., N. Doniţă. (1970). Flora şi vegetaţia podişului Babadag. — Ellenberg H. (1966). Leben und Kamf an den Baumgrenzen der Erde. Naturwiss. Rundschau, 19 (4). — Jakucs P. (1972). Dynamische Verbindung der Wälder und Rasen. — Meusel H., E. Jäger, E. Weinert. (1965). Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. — Tansley G. (1911). Types of British vegetation.

Ботанический сад
АН МССР,
г. Кишинев.

Получено 20 VI 1975.

SUMMARY

Long-term observations (1958—1974) of changes in plant cover of glades in xeromorphous *Quercus pubescens* Willd. forests, which are considered to be anthropogenic grove-glade systems, have been held on the experimental plot of Gerbovez forest (Novo-Anensk region of the Moldavian S. S. R.). The mosaic patterns of glade vegetational cover are regarded as complexes of phytocoenoses' fragments. If there is no mowing on the glades, steppe species, such as *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata*, *Salvia moldavica*, *Medicago romanica* are substituted by *Carex michelii*, which belongs to forest long-rhizome xeromesophyts. In general, under these conditions the role of forest species in the glades increases.

УДК 582.26 : 631.4 : 582.47 : 634.948 (470.311)

О. Я. Чаплыгина

ПОЧВЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ СОСНОВЫХ И ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

O. YA. CHAPLYGINA. SOIL ALGAE OF PINE AND SPRUCE FORESTS OF MOSCOW REGION

Изучен видовой состав водорослей подстилки и почвы разновозрастных хвойных лесов Московской области. Выявлены особенности альгосинузии, характерные для соснового и елового лесов, а также изменения, которые происходят в водорослевом сообществе по мере их роста. В сосновых лесах основное значение в формировании водорослевого сообщества имеют зеленые водоросли, а в ельниках увеличивается роль «теневых» желтозеленых водорослей. В лесной подстилке развивается значительно меньше видов, чем в почве. Прослежены сезонные изменения видового состава водорослей. Увеличение видового разнообразия в почвах сосняков наблюдается в осенний, а в ельниках — в летний период. Показано распределение водорослей по профилю почвы. Сравнительный анализ водорослевых сообществ показал, что наиболее близкими по их видовому составу являются старые сосновые и еловые леса.

Большой интерес для биогеоценологического изучения лесов представляют комплексные исследования разновозрастных сосновых и еловых насаждений, заложенных в однородных условиях. Они позволяют проанализировать те изменения в структуре биогеоценозов, которые происходят с ростом хвойных лесов, а также установить роль древесной породы — эдификатора в формировании лесного биогеоценоза. Такие подробные исследования были проведены Лабораторией биогеоценологии им. В. Н. Сукачева Ботанического института АН СССР в Малинском лесничестве Краснопахорского лесхоза Московской области.

Целью нашей работы было изучение важного компонента биогеоценоза — почвенных водорослей этих лесов. До последнего времени сведений о водорослях, входящих в состав лесных биогеоценозов, было мало (Гаврилов, 1950; Матвиенко, 1950; Rosa, 1961, 1962; Gruia, 1965; Новичкова-Иванова, 1969), и лишь недавно были опубликованы работы Т. И. Алексахиной (1971, 1972, 1974), С. В. Егоровой и Т. И. Алексахиной (1974), в которых дана подробная характеристика альгофлоры различных типов леса средней полосы европейской части СССР.

В нашей статье дана характеристика видового состава почвенных водорослей сосновых и еловых лесов Подмосковья, произрастающих на дерново-подзолистой почве. Материал был собран летом и осенью 1973 года, а также весной, летом и осенью 1974 года. Образцы почв отбирали с соблюдением всех требований микробиологических исследований. Пробы брали послойно, с поверхности до глубины 15 см, через каждые 5 см. Одновременно в каждом исследуемом слое определялись влажность, температура и pH. Кроме того, были взяты пробы почвы для исследования водорослей из каждого генетического горизонта (максимальная глубина взятия проб — 80 см).

Для анализа почв брали средний образец почвы, составленный из 5 почвенных монолитов размером 5×2×2 см. Результаты просмотра проб каждого монолита в отдельности и смешанного образца показали отсут-

ствие существенной разницы в альгофлоре как по доминирующим, так и по относительно малообильным видам; это дало возможность использовать для дальнейшего изучения водорослей средний образец почвы. Чтобы предотвратить предвзятость в отборе проб, применяли рендомизированный отбор монолитов.

Для наиболее полного выявления видового состава использовался метод водных культур. В качестве питательной среды применялась среда Данилова на водной вытяжке из исследуемой почвы. Просмотр культур проводили 3 раза (через 1, 3 и 6 месяцев после посева). Доминирующие комплексы водорослей выделяли главным образом методом чашечных культур со стеклами обрастания, впервые использованным Ландом (Lund, 1945) для культуры диатомовых водорослей.

Нами проведены исследования альгофлоры сосновых лесов 30- и 78-летнего возраста и еловых лесов 30- и 93-летнего возраста.

Молодые еловые и сосновые леса были посажены на тяжелосуглинистой, но хорошо дренированной почве, правильными рядами, с интервалами в рядах 1 м, между рядами 2 м. В дальнейшем леса развивались естественно и за прошедшие годы в сосняке отмерло $^3/_4$ деревьев, тогда как в ельнике число деревьев за этот срок уменьшилось только наполовину (Дылис и др., 1970).

В настоящее время молодой еловый лес представляет собой насаждение, совершенно лишенное подлеска и живого покрова. Кроны близко стоящих елей образуют плотный и равномерно сомкнутый полог, под который, по данным Н. Н. Выгодской (Дылис и др., 1970), проникает всего лишь 1% ФАР. В сосняке, вследствие более разреженного древостоя, и менее плотных крон, под полог леса проникает 12% ФАР, благодаря этому здесь хорошо развит подлесок из малины и крушины и травяной покров, в составе которого преобладает *Circaea alpina* L. (Дылис и др., 1970).

Л. О. Карпачевский относит почву под исследованными сосновым и еловым лесами к дерново-среднеподзолистой, причем под сосной она оподзолена сильнее и на бо́льшую глубину. По его данным, влажность почвы в сосняке во все сезоны года значительно выше, чем в ельнике; это объясняется тем, что плотный еловый полог задерживает большую часть осадков (Дылис и др., 1970).

По числу обнаруженных видов водорослей молодые сосновый и еловый леса существенно не отличаются друг от друга. В сосняке зафиксировано 96, а в ельнике 92 вида, разновидности и формы водорослей. Наибольшее видовое разнообразие в обоих типах леса имеют зеленые и желтозеленые водоросли. По степени же развития в культурах и на стеклах обрастания на первом месте стоят зеленые водоросли. Основной фон создают представители пор. *Chlorococcales* — *Chlorococcum hypnosporum*, *Ch. minutum* и *Bracteacoccus minor*. Постоянно присутствуют в альгофлоре молодых хвойных лесов представители пор. *Chlorosarcinales* — *Spongiococcum tetrasporum*, *Chlorosarcinopsis minor* и зеленая нитчатка — *Chlorhormidium flaccidum* var. *nitens*. Наибольшим разнообразием отличаются виды рода *Chlamydomonas*, которые в сосняке составляют 27%, а в ельнике—40% всех представителей *Chlorophyta* (табл. 1). Многие из них в культурах достигают высокого обилия. В сосняке разнообразно представлены также представители *Characium* и зеленые нитчатки. Встречаются десмидиевые водоросли.

Наибольшего разнообразия в 30-летних лесах обоих типов достигают желтозеленые водоросли, и в особенности виды рода *Characiopsis*, на долю которых приходится в ельнике 41%, а в сосняке 30% от всех представителей *Xanthophyta* (табл. 1). Разнообразно, особенно в ельнике, представлены также роды *Pleurochloris*, *Ellipsoidion*, *Monodus*, *Bumilleriopsis*. В сосняке обнаружен довольно богатый спектр видов нитчатых желтозеленых водорослей из родов *Heterothrix* и *Tribonema*. Массового же развития как в сосняке, так и в ельнике достигают лишь несколько видов — *Botrydiopsis eriensis*, *Characiopsis minuta*, *Ch. saccata*, *Ch. varians*.

ТАБЛИЦА 1

Распределение видов водорослей
в разновозрастных хвойных лесах Малинского лесничества

Тип и возраст леса	*Cyanophyta*		*Chlorophyta**		*Xanthophyta***		*Bacillariophyta*		Всего	
	абсолютное число видов	%	абсолютное число видов	%	абсолютное число видов	%	абсолютное число видов	%	абсолютное число видов	%
Сосняк 30-летний	1	1.0	12/45	26.7/46.9	15/50	30/52.1	—	—	96	100
Сосняк 78-летний	7	7.0	14/40	35.0/40.0	20/52	38.5/52.0	1	1.0	100	100
Ельник 30-летний	7	7.6	16/40	40.0/43.5	18/44	40.9/47.8	1	1.1	92	100
Ельник 93-летний	2	2.2	13/37	35.1/40.7	19/47	40.4/51.7	5	5.4	91	100

* В числителе — количество видов *Chlamydomonas*, в знаменателе — общее число видов зеленых водорослей в данном типе леса.

** В числителе — количество видов *Characiopsis*, в знаменателе — общее число видов желтозеленых водорослей в данном типе леса.

Синезеленые и диатомовые водоросли встречаются спорадически в подстилке и в поверхностных слоях почвы и большого участия в создании альгосинузий молодых хвойных лесов не принимают.

Комплексы доминирующих и субдоминирующих видов водорослей в сосняках и ельниках очень сходны (табл. 2). Однако следует отметить, что в очень затененном еловом лесу, наряду с зелеными водорослями, большая роль в формировании водорослевого сообщества принадлежит «теневым» представителям *Xanthophyta*. В сосновом лесу в комплекс доминантов и субдоминантов входит более разнообразный набор зеленых водорослей, зато уменьшается количество доминирующих видов *Xanthophyta*.

В молодых сосновых и еловых лесах поверхность почвы устлана сплошным слоем подстилки, мощность которой составляет 3—4 см. Большинство обнаруженных видов водорослей встречено и в подстилке и в верхних слоях почвы, однако, в силу специфических физико-химических условий в подстилке, она оказывает селективное влияние на развитие водорослей. Большое значение имеют также световой режим, часто меняющиеся гидротермические условия подстилки и ее гетеротрофное население. Мы обнаружили обеднение видового состава водорослей в подстилке в основном за счет выпадения видов *Xanthophyta*. Это особенно четко видно на примере молодого сосняка (табл. 3). Следует также отметить некоторую обедненность подстилки представителями рода *Chlamydomonas*, из которых только 2 вида — *Ch. gloeogama* и *Ch. gelatinosa* — достигают массового развития в культурах и на стеклах обрастания. Кроме видов-убиквистов (*Chlorococcum hypnosporum* и *Spongiococcum tetrasporum*), постоянными компонентами водорослевых сообществ подстилки являются зеленые нитчатки, а также *Coccomyxa solorinae*.

Уменьшение видового разнообразия с глубиной происходит более постепенно в почве молодого сосняка (рис. 1, A_1), что, вероятно, связано с интенсивным промывным режимом почвы данного типа леса. С обеднением альгофлоры, по мере увеличения глубины как в сосняках, так и в ельниках, происходит смена доминирующих форм водорослей. Так, в поверхностных слоях наиболее обильны виды-убиквисты из зеленых водорослей, а также представители пор. *Ulotrichales*, которые наиболее разнообразны в почве под сосняком. В более глубоких слоях на смену зеленым нитчаткам приходят хламидомонады и *Bracteacoccus minor*; появляются в массе желтозеленые водоросли. На глубине 40 см в ельнике

ТАБЛИЦА 2

Комплексы доминантов и субдоминантов почвеннных водорослей хвойных лесов Малинского лесничества

Тип и возраст леса	Доминанты		Субдоминанты	
	Chlorophyta	*Xanthophyta*	*Chlorophyta, Cyanophyta*	*Xanthophyta*
Сосняк 30-летний	*Chlamydomonas gelatinosa* *Ch. gloeogama* *Chlorococcum hypnosporum* *Ch. minutum* *Bracteacoccus minor* *Chlorosarcinopsis minor* *Chlorhormidium flaccidum* f. *nitens*	*Botrydiopsis eriensis* *Characiopsis saccata* *Ch. varians*	*Chlamydomonas elliptica* *Ch. oblonga* *Ch. macroplastida* *Ch. peterfii* *Ch. terrestris* *Chlorhormidium pseudostichococcus* *Geminella terricola*	*Pleurochloris anomala* *P. magna* *Characiopsis anabaenae* *Ch. minuta* *Heterococus chodatii*
Сосняк 78-летний	*Chlamydomonas elliptica* *Ch. gelatinosa* *Ch. gloeogama* *Chlorococcum hypnosporum* *Ch. minutum* *Bracteacoccus minor* *Chlorosarcinopsis minor* *Chlorhormidium flaccidum* f. *nitens*	*Botrydiopsis eriensis* *Characiopsis minuta* *Ch. minutissima* *Ch. saccata*	*Nostoc calcicola* *N. punctiforme* f. *populorum* *Chlamydomonas atactogama* *Ch. gloeogama* f. *humicola* *Ch. oblonga* *Ch. macroplastida* *Ch. peterfii* *Ch. terrestris* *Spongiococcum tetrasporum* *Chlorosarcinopsis dissociata*	*Pleurochloris anomala* *P. imitans* *P. magna* *Ellipsoidion oocystoides* *Characiopsis anabaenae* *Ch. minor* *Ch. pinguis* *Ch. piriformis* f. *subsessilis* *Heterococcus chodatii*
Ельник 30-летний	*Chlamydomonas gloeogama* *Ch. gelatinosa* *Chlorococcum hypnosporum* *Ch. minutum* *Bracteacoccus minor* *Chlorhormidium flaccidum* f. *nitens*	*Botrydiopsis eriensis* *Characiopsis minuta* *Ch. saccata* *Ch. varians*	*Chlamydomonas elliptica* *Ch. peterfii* *Spongiococcum tetrasporum* *Chlorosarcinopsis minor* *Chlorhormidium flaccidum*	*Pleurochloris anomala* *P. magna* *Botrydiopsis «minor»* *Ellipsoidion oocystoides* *Characiopsis anabaenae* *Ch. minor* *Ch. minutissima* *Heterococcus chodatii*
Ельник* 93-летний	*Chlamydomonas gelatinosa* *Ch. gloeogama* *Ch. oblonga* *Chlorococcum hypnosporum* *Ch. minutum* *Bracteacoccus minor* *Chlorhormidium flaccidum* f. *nitens*	*Pleurochloris anomala* *P. imitans* *Characiopsis anabaenae* *Ch. minuta* *Ch. saccata*	*Chlamydomonas elliptica* *Ch. macroplastida* *Ch. peterfii* *Coenocystis reniformis* *Spongiococcum tetrasporum* *Chlorhormidium flaccidum*	*Pleurochloris magna* *Botrydiopsis eriensis* *B. arhiza* *Ellipsoidion oocystoides* *Characiopsis borziana* *Ch. gracilis* *Ch. lunaris* *Ch. minor* *Ch. minutissima* *Ch. pinguis* *Ch. varians* *Heterococcus chodatii*

ТАБЛИЦА 3

Количество видов водорослей в исследованных хвойных лесах Малинского лесничества в разное время года

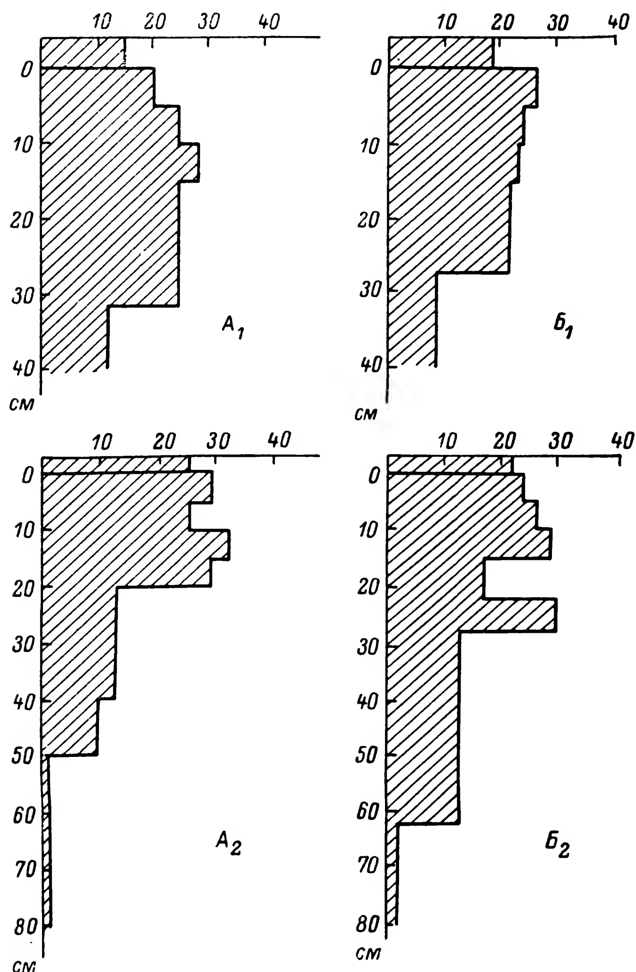
Тип и возраст леса	Глубина, см	Количество видов														
		Весна, 23 V—25 V 1974					Лето, 17 VII—19 VII 1974					Осень, 8 IX—10 IX 1974				
		Cyanophyta	*Chlorophyta*	*Xanthophyta*	*Bacillariophyta*	всего	*Cyanophyta*	*Chlorophyta*	*Xanthophyta*	*Bacillariophyta*	всего	*Cyanophyta*	*Chlorophyta*	*Xanthophyta*	*Bacillariophyta*	всего
Сосняк 30-летний	Подстилка	—	10	5	—	15	—	13	4	—	17	—	11	5	—	16
	0—15	—	16	18	—	34	1	17	18	—	36	—	23	20	—	43
Сосняк 78-летний	Подстилка	—	9	4	—	13	4	9	11	1	25	1	8	11	—	20
	0—15	—	12	20	—	32	—	19	21	—	40	4	15	26	—	45
Ельник 30-летний	Подстилка	5	6	10	—	21	2	10	9	1	22	—	9	6	—	15
	0—15	—	13	21	—	34	2	16	20	—	38	—	20	16	—	36
Ельник 93-летний	Подстилка	—	9	9	1	19	1	11	10	—	22	—	9	5	5	19
	0—15	—	11	20	—	31	1	14	22	—	37	—	18	15	2	35

с помощью стекол обрастания и водных культур обнаружено 8 видов водорослей, но массового развития достигает лишь *Bracteacoccus minor*. В сосняке на этой же глубине зафиксировано 12 видов. Обильны зеленые водоросли — *Chlorococcum hypnosporum* и *Spongiococcum tetrasporum*, из желтозеленых — виды родов *Botrydiopsis* и *Characiopsis*.

Количество видов водорослей в почве молодого соснового леса возрастает от весны к осени, в то время как в ельнике отмечается незначительное увеличение видового разнообразия в летний период (табл. 3). Летнее обогащение альгофлоры отмечается и для водорослей, населяющих подстилку. Возможно, развитию водорослей в сентябре 1974 г. в молодом ельнике препятствовало более низкое содержание воды в почве (полевая влажность в слое 0—5 см — 17.6%) по сравнению с сосновым лесом (полевая влажность в слое 0—5 см — 33.1%), что отрицательно сказалось на развитии влаголюбивых *Xanthophyta*. К осени в обоих типах леса наблюдается увеличение видового разнообразия хламидомонад.

Послойный анализ показал увеличение числа видов в весенних и летних пробах сосняка на глубине 10—15 см за счет появления в этом слое, помимо многих видов *Xanthophyta*, таких характерных для верхних слоев почвы зеленых водорослей, как *Coenocystis reniformis*, виды рода *Coccomyxa*, *Chlorhormidium flaccidum* var. *nitens*, а также синезеленой водоросли *Gloeocapsa minor*. Это еще раз подтверждает предположение о вмывании клёток водорослей из поверхностных слоев почвы в более глубокие благодаря атмосферным осадкам. В осенних пробах из-за отсутствия дождей в почве сосняка восстанавливается нормальная стратификация водорослей. В молодом ельнике во все три сезона исследования (весна, лето, осень) наибольшая видовая насыщенность зарегистрирована в слое 0—5 см, что обусловлено менее интенсивным промывным режимом почвы ельника.

Старые сосновый и еловый леса находятся примерно в тех же условиях, что и 30-летние, но по сравнению с молодыми лесами, которые резко отличаются друг от друга по многим экологическим показателям, они менее контрастны. Под полог первого яруса соснового леса, благодаря меньшей сомкнутости крон сосен и большей их сквозимости, по данным Выгодской (Дылис и др., 1973), проникает 20% ФАР, поступающей к верхнему пологу леса. Это обеспечивает развитие богатого травяного покрова, подлеска и невысокого второго древесного яруса, в состав которого входят дуб, рябина, ива козья, ель, липа, клен. В ельнике под полог леса прони-



Число видов водорослей в профиле почвы.

A_1 — почва под 30-летним сосняком (27 VII 1973), $Б_1$ — почва под 30-летним ельником (27 VII 1973), A_2 — почва под 78-летним сосняком (17 VII 1973), $Б_2$ — почва под 93-летним ельником (28 VII 1973). Выше поверхности почвы показана подстилка. *По оси ординат* — глубина, *по оси абсцисс* — число видов.

кает лишь 12% ФАР, в связи с этим второй древесный ярус не превышает уровня подлеска и состоит лишь из сильно угнетенных дуба и рябины. Травяной покров значительно более разрежен, но зато хорошо развит моховой покров, где преобладают таежные виды (*Hylocomium*, *Pleurozium schreberi*) (Дылис и др., 1973).

Почвы сосновых и еловых лесов классифицируются Л. Б. Холоповой (Дылис и др., 1973) как дерново-сильноподзоленные, причем в ельнике оподзоленность выражена сильнее. Влажность почвы в сосняке, по ее данным, почти весь вегетационный период несколько выше, чем в ельнике. Только в первой половине мая почва в ельнике в верхних горизонтах бывает несколько более насыщена влагой, чем в сосняке.

Альгофлора старых хвойных лесов насчитывает в сосняке 100, а в ельнике 91 вид и разновидность водорослей. Так же как и в молодых лесах, здесь преобладают виды *Chlorophyta* и *Xanthophyta* (табл. 1). Однако в старых лесах видовой спектр желтозеленых водорослей более разнообразен, и многие виды достигают высокого обилия. Особенно существенна их роль в формировании водорослевого сообщества старого ельника (табл. 2).

Зеленые водоросли в старых хвойных лесах представлены меньшим числом видов, чем в молодых (табл. 1), но зато большинство их, особенно

ТАБЛИЦА 4

Почвенные водоросли разновозрастных хвойных лесов Малинского лесничества

Виды	Участок I Старый сосняк	Участок IV Молодой сосняк	Участок II Старый ельник	Участок III Молодой ельник
Cyanophyta				
Gloeocapsa minor (Kütz.) Hollerb.	+	+		
Nostoc calcicola Brèb	+			+
N. paludosum Kütz.	+			
N. punctiforme (Kütz.) Hariot f. *populorum* (Geitl.) Hollerb.	+		+	+
Anabaena cylindrica Lemm. f. *hollerbachiana* Elenk.			+	+
A. variabilis Kütz.	+			
Cylindrospermum licheniforme (Bory) Kütz.				+
Phormidium autumnale (Ag.) Gom.				+
Ph. curtum Hollerb.	+			
Ph. foveolarum (Mont.) Gom.	+			
Ph. tenue (Menegh.) Gom.				+
Ph. tenuissimum Woronich.				+
Chlorophyta				
Carteria phaseolus Printz		+		
Chlamydomonas atactogama Korsch.	+	+	+	+
Ch. assymetrica Korsch.	+	+		+
Ch. clathrata (Korsch.) Pasch.				+
Ch. conferta Korsch.		+		
Ch. elliptica Korsch.	+	+	+	+
Ch. gelatinosa Korsch.	+	+	+	+
Ch. globosa Snow	+	+	+	+
Ch. gloeogama Korsch. f. *gloeogama*	+	+	+	+
Ch. gloeogama Korsch. f. *humicola* Hollerb.	+	+	+	+
Ch. macroplastida Lund	+	+	+	+
Ch. moewusii Gerloff var. *major* Lund		+	+	+
Ch. oblonga Anach.	+	+	+	+
Ch. oblongella Lund	+		+	
Ch. peterfii Gerloff	+	+	+	+
Ch. platistigma (Korsch.) Pasch.	+			+
Ch. rubrifilum Korsch.			+	
Ch. sestinensis Gerloff			+	
Ch. snowiae Printz	+			+
Ch. subcylindracea Korsch.				+
Ch. terrestris B.-Peters.	+	+		+
Radiosphaera dissecta (Korsch.) Starr		+		+
Chlorococcum hypnosporum Starr	+	+	+	+
Ch. lobatum (Korsch.) Fritsch et John	+			
Ch. minutum Starr	+	+	+	+
Neochloris aquatica Starr			+	
Spongiochloris lamellata Deason et Bold			+	+
Bracteacoccus grandis Bischoff et Bold	+	+	+	+
B. minor (Chodat) Petrova	+	+	+	+
Myrmecia bisecta Reisigl	+	+	+	+
Characium obtusum A. Br.				+
Ch. ovatum Reinh. f. *minus* Hollerb.	+	+		
Ch. pyriforme Lund		+		+
Ch. simplex Korsch.	+	+		
Ch. simplicissimum Korsch.	+	+		+
Ch. strictum A. Br.	+	+		+
Chlorella minutissima Fott et Nováková		+		
Ch. vulgaris Beijer.	+	+	+	
Muriella magna Fritsch et John	+	+	+	
Coccomyxa dispar Schmidle	+		+	
C. solorinae Chod.	+	+	+	+
Coenocystis reniformis Korsch.	+	+	+	+
Spongiococcum tetrasporum Deason	+	+	+	+
Borodinella polytetras Mill.		+		+
Chlorosarcinopsis aggregata Arce et Bold	+		+	+

Виды	Участок I Старый сосняк	Участок IV Молодой сосняк	Участок II Старый ельник	Участок III Молодой ельник
Chlorosarcinopsis dissociata Herndon	+	+	+	+
Ch. minor (Gern.) Herndon	+	+	+	+
Gongrosira debaryana Rabenh.	+			
G. terricola Bristol	+	+	+	+
Ulothrix tenerrima Kütz.	+	+	+	+
Chlorhormidium flaccidum (Kütz). Fott. f. *flaccidum*	+	+	+	+
Ch. flaccidum (Kütz.) Fott var. *nitens* Menegh. emend. Klebs.	+	+	+	+
Ch. pseudostichococcum (Heering) Fott		+	+	
Ch. rivulare Starmach		+	+	
Geminella terricola B.-Peters	+	+	+	+
Stichococcus fragilis Gay		+		
S. minor Näg.		+		+
Mesotaenium macrococcum (Kütz.) W. et G. West		+		
Cylindrocystis crassa De Bary	+	+	+	+
Closterium pusillum Hantzsch		+		
Xanthophyta				
Pleurochloris anomala James	+	+	+	+
P. imitans Pasch.	+	+	+	+
P. magna B.-Peters.	+	+	+	+
P. pyrenoidosa Pasch.	+	+	+	+
Chloridella cystiformis Pasch.	+		+	
Ch. neglecta (Pasch. et Geitl.) Pasch.	+	+		
Botrydiopsis arhiza Borzi	+	+	+	+
B. eriensis Snow	+	+	+	+
B. «*minor*» James	+	+	+	+
Ellipsoidion oocystoides Pasch.	+	+	+	+
E. perminimum Pasch.	+	+		
E. regulare Pasch.	+	+		+
Monodus acuminata (Gern.) Chod	+	+	+	+
M. chodatii Pasch.				+
M. coccomyxa Pasch.	+		+	+
M. dactylococcoides Pasch.	+	+	+	+
M. subterranea B.-Peters.		+	+	+
Monallantus brevicylindrus Pasch.	+			
Nephrodiella acuta Pasch.	+		+	
N. lunaris Pasch.		+		
N. phaseolus Pasch.		+		
Pleurogaster lunaris Pasch.	+	+		+
Arachnochloris maior Pasch.	+	+	+	+
Chlorallantus oblongus Pasch.		+		
Vischeria stellata (Chod.) Pasch.	+		+	+
Polyedriella aculeata Pasch.	+	+	+	+
P. irregularis Pasch.		+	+	+
Goniochloris parvula Pasch.				+
Gloeobotrys chlorinus Pasch.	+	+	+	+
Botryochloris cumulata Pasch.	+	+	+	
Characiopsis acuta (A. Br.) Borzi	+	+	+	+
Ch. anabaenae Pasch.	+	+	+	+
Ch. borziana Lemm.	+	+	+	+
Ch. cedercreutzii Pasch.				+
Ch. gracilis Pasch.	+	+	+	+
Ch. lunaris Pasch.	+	+	+	+
Ch. malleolus Pasch. et Klug	+		+	
Ch. minor Pasch.	+	+	+	+
Ch. minima Pasch.	+	+	+	+
Ch. minuta (A. Br.) Lemm.	+	+	+	+
Ch. minutissima Pasch.	+	+	+	+
Ch. naegelii (A. Br.) Lemm.	+	+	+	+
Ch. ovalis Chod.	+		+	+
Ch. pernana Borzi	+			+
Ch. pinguis Ettl	+	+	+	+
Ch. pyriformis (A. Br.) Borzi f. *pyriformis*	+		+	+

ТАБЛИЦА 4 *(продолжение)*

Виды	Участок I Старый сосняк	Участок IV Молодой сосняк	Участок II Старый ельник	Участок III Молодой ельник
Charasiopsis pyriformis (A. Br.) Borzi f. *calyptrata* (Ettl) Ded.-Stscheg.	+		+	
Ch. pyriformis (A. Br.) Borzi f. *decrescens* (Printz) Ded.-Stscheg.	+	+	+	+
Ch. pyriformis (A. Br.) Borzi f. *subsessilis* (Lemm.) Ded.-Stscheg.	+	+	+	+
Ch. saccata Carter	+	+	+	+
Ch. varians Pasch.	+	+	+	+
Bumilleriopsis biverruca Pasch.			+	+
B. peterseniana Visch. et Pasch.	+	+	+	+
B. simplex Pasch.		+	+	
B. terricola Matv.		+		+
Heterothrix bristoliana Pasch.	+	+	+	+
H. exilis (Klebs) Pasch.		+		
H. stichococcoides Pasch.	+	+	+	+
Tribonema angustissimum Pasch.	+	+		
T. elegans Pasch.	+			
T. vulgaris Pasch.		+		
Heterococcus chodatii Visch.	+	+	+	+
H. mainxii Visch.	+	+	+	
Aëronemum polymorphum Snow emend. Pasch.		+	+	
Heteropedia polychloris Pasch.	+	+		
H. simplex Pasch.	+			
Bacillariophyta				
Navicula minima Grun. var. *atomoides* (Grun.) Cl.			+	
N. mutica Kütz.	+		+	+
Pinnularia borealis Ehr.			+	
P. intermedia Lagerst.			+	
Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun. f. *capitata* O. Müll.			+	

в почве сосняка, входит в комплексы доминантов и субдоминантов (табл. 2). Видовой состав *Chlorophyta* в обоих типах леса очень сходен. Можно отметить лишь несколько большее разнообразие зеленых нитчаток из пор. *Ulotrichales* в подстилке и верхних слоях почвы ельника. Вместе с тем, только в сосновом лесу зарегистрировано несколько видов *Characium*.

Существенной чертой альгофлоры старого сосняка является присутствие синезеленых водорослей. В отличие от молодых хвойных лесов и старого ельника, где представители *Cyanophyta* встречались эпизодически, в старом сосняке они распространены в подстилке и верхних слоях почвы. Это прежде всего представители пор. *Nostocales*, азотфиксаторы *Nostoc calcicola* и *N. paludosum*, которые играют существенную роль в формировании альгосинузии леса данного типа. Появление синезеленых водорослей объясняется прежде всего участием в опаде листвы деревьев, которые составляют второй ярус древостоя. Немаловажное значение в распространении синезеленых водорослей имеет хорошо развитый травяной покров сосняка и, кроме того, несколько лучшая освещенность почвы по сравнению с другими исследованными участками и благоприятный гидротермический режим почвы.

В старом ельнике, вероятно, благодаря хорошо развитому моховому покрову, в подстилке и в поверхностном слое почвы отмечено появление 5 видов диатомей (табл. 4), два из которых (*Hantzschia amphyoxis* f. *capitata* и *Pinnularia borealis*) достигают на стеклах обрастания и в водных культурах высокого обилия. По мнению Л. М. Зауера (1956), их можно отнести как к бриофильным, так и к почвенным водорослям.

В старом сосновом лесу снижение числа видов наблюдается с глубины 15 см, а в ельнике — с глубины 28 см (рисунок 1, A_2, $Б_2$). В верхних слоях почвы обильнее всего развиваются виды *Chlamydomonas* и убиквисты из зеленых водорослей, тогда как в глубоких слоях встречаются в основном представители *Xanthophyta*. На глубине 80 см (горизонт B_1) в сосняке зафиксирован лишь 1 вид — *Heterococcus chodatii*. В старом ельнике кроме этого вида обнаружена *Chlorella vulgaris*.

Осенью в старом сосняке наблюдается наибольшее число видов за счет появления в поверхностных слоях почвы синезеленых водорослей и увеличения разнообразия представителей *Xanthophyta*. В старом же еловом лесу, как и в молодом ельнике, незначительное увеличение видового разнообразия наблюдается в летний период. В подстилках сосновых и еловых лесов максимум видов отмечен также летом. В зависимости от сезона года меняется роль отдельных групп водорослей, что, вероятно, в первую очередь связано с различным отношением их к температуре и влажности почвы. Так, весной и летом 1974 г. при достаточной влажности (полевая влажность в слое 0—5 см — 47—77%) в старых сосновых и еловых лесах обильны зеленые нитчатки, которые почти исчезли в сентябре из-за отсутствия дождей. Сравнительно низкая весенняя температура почвы (4—6°) не сказывается на их развитии. Хламидомонады менее чувствительны к небольшим временным понижениям влажности почвы, но зато более чувствительны к низкой температуре почвы. Этим можно объяснить постепенное увеличение роли представителей *Chlamydomonas* от весны к осени. Только в летний период зарегистрировано участие в формировании водорослевых сообществ старых хвойных лесов *Chlorella vulgaris*, развитие которой связано с высокой влажностью и температурой почвы.

В разные сроки в старых лесах изменяется видовая насыщенность по слоям; так, весной и летом 1974 г. благодаря обилию дождей наблюдалось скопление водорослей в слое 10—15 см; в сентябре, в период отсутствия атмосферных осадков, максимальное видовое разнообразие отмечено в слое 0—5 см.

Таким образом, в результате изучения водорослевых сообществ разновозрастных сосновых и еловых лесов обнаружено 143 вида, разновидности и формы водорослей, в том числе синезеленых — 12, зеленых — 60, желтозеленых — 66 и диатомовых — 5.

Сравнение альгофлоры исследованных лесов показало большое их сходство (см. табл. 4). Об этом свидетельствуют также результаты вычисления коэффициента сходства Жаккара (Jaccard, 1901) (табл. 5). Наиболее близкими по видовому составу водорослей оказались старые, уже сформировавшиеся сосновые и еловые леса, которые, по данным ряда авторов (Дылис и др., 1973), менее контрастны по своей структуре и направленности обменных процессов, чем молодые леса. Так, например, Н. М. Чернова и Н. И. Каландадзе (Дылис и др., 1973) отмечают, что старые хвойные леса по численности и составу мелких членистоногих и крупных беспозвоночных (черви и др.), населяющих подстилку и почву, практически идентичны. По данным Л. Г. Буровой (Дылис и др., 1973), старые леса имеют более разнообразный видовой состав грибов и более высокий процент общих видов по сравнению с молодыми ельниками и сосняками.

Предварительный учет количественного состава водорослей, проведенный в люминесцентном микроскопе прямым методом С. Н. Виноградского, видоизмененным Э. А. Штиной (1956), подтвердил результаты качественных исследований. В почвах изученных хвойных лесов (данные по подстилке не учитываются) основными группами являются зеленые и желтозеленые водоросли. Наиболее бедной по численности водорослей оказалась почва молодого ельника. Количество клеток для весны, лета и осени в слое 0—5 см составляет в среднем 18.2 тыс. на 1 г почвы. Почвы старых лесов более богаты водорослями. В старом сосняке среднее количество клеток составляет 48.2 тыс. на 1 г почвы, а в ельнике — 69.5 тыс.

ТАБЛИЦА 5

Сравнение альгофлоры молодых и старых сосновых и еловых лесов

Сравниваемые участки		Общее число видов на сравниваемых участках	Число общих видов на сравниваемых участках	Коэффициент сходства Жаккара (в %)
символы	номера			
Сст и Ест	I и II	100 и 91	74	63.3
Ем и См	III и IV	92 и 96	67	55.4
Сст и См	I и IV	100 и 96	73	59.4
Ест и Ем	II и III	91 и 92	67	57.8

Примечание. I. Сст — старый (78-летний) сосняк: II. Ест — старый (93-летний) ельник; III. Ем — молодой (30-летний) ельник; IV. См — молодой (30-летний) сосняк.

В результате изучения альгофлоры разновозрастных хвойных лесов, произрастающих на дерново-подзолистой почве, мы пришли к следующим выводам:

1. Почвенные водоросли сосновых и еловых лесов представлены довольно большим количеством видов, разновидностей и форм (143). Наибольшего видового разнообразия достигают желтозеленые (66) и зеленые (60) водоросли, мало видов синезеленых (12) и диатомей (5).

2. Сосновые леса, благодаря наличию подлеска, кустарникового яруса и хорошо развитого травяного покрова (опад которых обогащает подстилку и почву), а также вследствие большей освещенности и лучших гидротермических условий почвы, имеют более разнообразный видовой состав водорослей, чем еловые леса.

3. Синезеленые и диатомовые водоросли в молодых хвойных лесах появляются эпизодически, в то время как в старых лесах они систематически встречаются в подстилке и верхних слоях почвы; синезеленые водоросли приурочены к почвам сосняка, а диатомеи — к почвам ельника.

4. Комплексы доминантов и субдоминантов альгофлоры исследованных хвойных лесов очень сходны. Однако в сосновых лесах основная роль в формировании водорослевых сообществ принадлежит зеленым водорослям, а в почвах ельников, более затененных, увеличивается роль «теневых» желтозеленых.

5. В подстилке всех исследованных лесов значительно меньше видов, чем в нижележащих слоях почвы, в основном вследствие отсутствия в ней большинства видов желтозеленых водорослей и хламидомонад. Постоянными компонентами водорослевых сообществ подстилки являются зеленые нитчатки и виды *Coccomyxa*.

6. Изучение распределения водорослей по профилю почвы показало, что везде наблюдается уменьшение их видовой насыщенности с глубиной. Однако снижение числа видов происходит более постепенно в молодом сосняке и старом ельнике — в лесах с более интенсивным промывным режимом почвы. Наиболее глубоко проникающими видами являются из желтозеленых — *Heterococcus chodatii*, а из зеленых — *Chlorella vulgaris*.

7. В некоторых случаях наблюдается увеличение видового разнообразия водорослей в слое 10—15 см, что приурочено к периодам выпадения обильных осадков.

8. В сосновых лесах увеличение видового разнообразия наблюдается к осени, а в ельниках отмечается незначительное увеличение числа видов в летний сезон. В подстилках всех типов леса максимум видов зарегистрирован летом.

9. В зависимости от сезона года меняется роль отдельных групп водорослей. Так, к осени во всех типах леса увеличивается разнообразие хламидомонад. Развитие зеленых нитчаток приурочено к весне и лету.

10. Сравнение альгофлоры разновозрастных сосновых и еловых лесов показало большое сходство их водорослевых сообществ. Наиболее сходны по видовому составу водорослей старые леса. Такая же закономерность отмечена и для гетеротрофных организмов подстилки и почв данных биогеоценозов.

11. Предварительный учет количественного состава водорослей подтвердил результаты качественных исследований. В почвах изученных хвойных лесов основными группами являются зеленые и желтозеленые водоросли. Наиболее богаты водорослями почвы старых хвойных лесов.

ЛИТЕРАТУРА

Алексахина Т. И. (1971). Особенности флоры почвенных водорослей в разных типах леса. Бот. ж., 56, 11. — Алексахина Т. И. (1972). Сравнительное изучение почвенной альгофлоры в различных парцеллах лесных биогеоценозов. В кн.: Методы изучения и практического использования почвенных водорослей. Тр. Кировск. с.-х. инст. — Алексахина Т. И. (1974). Почвенная альгофлора некоторых лесов Московской области. В кн.: Природа Серебряноборского лесничества в биогеоценотическом освещении. М. — Гаврилов К. А. (1950). Влияние состава лесонасаждений на микрофлору и фауну лесных почв. Почвоведение, 3. — Дылис Н. В., Л. Г. Бурова, Н. Н. Выгодская, Н. Н. Елагина, Л. О. Карпачевский и др. (1970). Опыт сравнительного биогеоценологического изучения искусственных лесных насаждений. В кн.: Теоретические проблемы фитоценологии и биогеоценологии. М. — Дылис Н. В., Л. Г. Бурова, Н. Н. Выгодская, А. Н. Золотокрылин, Н. И. Каландадзе и др. (1973). О влиянии эдификаторных синузий на структурно-функциональную организацию лесных биогеоценозов. В кн.: Проблемы биоценологии. М. — Егорова С. В., Т. И. Алексахина. (1974). Микрофлора и альгофлора почв в некоторых фитоценозах Теллермановского опытного лесничества. Экология, 4. — Зауер Л. М. (1956). К познанию водорослей растительных ассоциаций Ленинградской области. Тр. БИН АН СССР, сер. II, 10. — Матвиенко А. М. (1950). Почвенные водоросли заповедника «Лес на Ворксле». Уч. зап. ЛГУ, 134, сер. биол. наук, 25. — Новичкова-Иванова Л. Н. (1969). Почвенные водоросли подзоны широколиственно-хвойных лесов Амурско-Зейского междуречья. В кн.: Амурская тайга. Л. — Штина Э. А. (1956). О методе количественного учета почвенных водорослей. Бот. ж., 12, 7. — Gruia L. (1965). Cercetări asupra algelor din citeva soluri din România. Stiinta soluliu, 3, 3, — Jaccard P. (1901). Distribution de la flora alpine dans le Bassin de Dranses et dans quelques regions vaisunes. Bull. Soc. Vaudouse Sci., natur., 37. — Lund J. W. G. (1945). Observation on soil algae. I. The ecology, size and taxonomy of British soil diatoms. Part I. New Phytologist, 44, 2. — Rósa K. (1961). Microedafon lužuiho lesa u Velkeho Osera. Práce výzkumhých ústavu lesnických ČSSR, 23. — Rósa K. (1962). Microedafon im degradierten Kieferbestand und in Töpfen auf Tertiärem Sand in Nova Ves bei České Bydějovice. Acta Univ. Carolinae, Biologia, Suppl.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 III 1976.

SUMMARY

A study of specific composition of algae inhabiting litter and soil of different age pine and spruce forests in Moscow district, the forests being situated on soils of one and the same type (soddy podzolic with different degree of podzolization), one close to another, has been carried out. As the result of examination of algoflora of these forest types 143 species, varieties and forms of algae have been found, pertaining mainly to the representatives of *Chlorophyta* and *Xanthophyta*. The algal communities of all the studied forest types are very similar, however some peculiarities of synusia of algae have been found, characteristic of pine and spruce forests. Some changes have been as well revealed which take place in the community of algae allong with the growth of forest. The comparative analysis of algae of the studied forest types has shown that the old pine and spruce forests have the highest similitude as to the specific composition of their algae.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.9 (571.661)

С. С. Харкевич, Т. Г. Буч

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ СЕВЕРНОЙ КОРЯКИИ

S. S. KHARKEVICH, T. G. BUCH. VASCULAR PLANTS OF NORTHERN KORYAKIA

Приводится 531 вид сосудистых растений, собранных в 1974 г. в 30 пунктах Северной Корякии (материковой части Камчатской области). В среднем вид собран в 3 пунктах. Выявлено 10 видов, не указанных в «Арктической флоре СССР» (вып. I—VI): *Cryptogramma acrostichoides* R. Br., *Woodsia intermedia* Tagawa, *Isoetes asiatica* (Makino) Makino, *Hierochloe glabra* Trin., *Poa ochotensis* Trin., *Carex jacutica* V. Krecz., *Luzula melanocarpa* (Michx.) Desv., *Chenopodium opulifolium* Schrad., *Stellaria fenzlii* Regel, *Ranunculus escholtzii* Schlecht. Приведено более 30 видов, не отмеченных для Корякского флористического района, в том числе *Koeleria asiatica* Domin, *Phippsia algida* (Soland.) R. Br., *Puccinellia wrightii* (Scribn. et Merr.) Tzvel. и др. Собрано более 100 видов, не приведенных для Анадырского района «Флоры СССР» (*Papaveraceae—Asteraceae*).

Северная Корякия (СК), под которой мы подразумеваем материковую часть Камчатской области, расположенную севернее перешейка по линии Рекиники—Анапка (около 100 км), занимает площадь свыше 200 тыс. км^2 и является одной из наименее изученных в ботаническом отношении территорий советского Дальнего Востока. Это особенно заметно на фоне интенсивных флористических и ботанико-географических исследований, проведенных в последние годы на смежных территориях Чукотки коллективом ленинградских ботаников под руководством Б. А. Юрцева и на юге Магаданской области — коллективом ботаников под руководством А. П. Хохрякова.

Флоре СК посвящено лишь несколько опубликованных работ. Н. В. Павлов (1939) указал для долины р. Пенжины, на основании сборов студентки Н. С. Козловой, 173 вида сосудистых растений. В. Н. Сипливинский установил для о. Верхотурова в Беринговом море, по сборам А. И. Кривохижина, 52 вида (Кривохижин, Сипливинский, 1974). Н. Н. Цвелев (1966) описал, по сборам В. Б. Сочавы, с Пенжинского района одуванчик *Taraxacum soczavae* Tzvel. Ценный хорологический материал по некоторым эндемичным видам Северной Азии, встречающимся в СК, приведен в сводке «Эндемичные высокогорные растения Северной Азии» (1974).

Собранный в СК участниками различных экспедиций гербарный материал, хранящийся главным образом в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР, а также в Биолого-почвенном институте Дальневосточного научного центра (ДВНЦ) АН СССР и в других учреждениях, использован для написания «Флоры СССР» (т.т. I—XXX, 1934—1964) и опубликованных выпусков «Арктической флоры СССР» (вв. I—VI, 1960—1971). Некоторые сведения о флоре СК можно почерпнуть также из работ, посвященных растительности этого района (Сочава, 1932; Городков, 1935; Тихомиров, 1935; Катенин, Шамурин, 1963; Степанова, 1971, и др.).

Во «Флоре СССР» (т. I, 1934; алфавитные указатели к тт. I—XXX, 1964) СК отнесена к обширному Анадырскому району, охватывающему

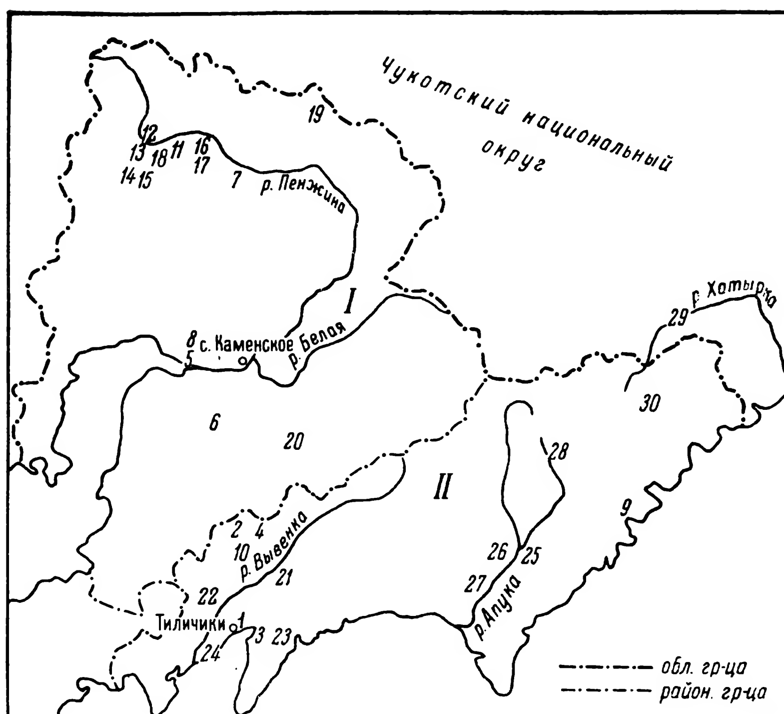


Рис. 1. Схематическая карта мест флористических сборов в Северной Корякии в 1974 г. (Легенда дана в тексте).

1—30 — пункты сбора растений.
I — Пенжинский р-н, *II* — Олюторский р-н.

на западе и севере значительную часть Магаданской области. В разработанном А. И. Толмачевым более дробном флористическом районировании для «Арктической флоры СССР» (1960, в. I) Корякский район по территории почти совпадает с СК.

С целью изучения флоры СК, сбора материалов для создания Дальневосточного регионального гербария и карпологической коллекции Биолого-почвенный институт (БПИ) ДВНЦ АН СССР организовал в 1974 г. экспедиционный отряд, в состав которого вошли, кроме авторов, студенты III курса биолого-почвенного факультета Дальневосточного государственного университета В. Ю. Баркалов, М. Ю. Горшков и А. Е. Кожевников. Отряд работал с 8 VII по 15 IX 1974 г. главным образом в Олюторском и Пенжинском районах Корякского национального округа.

Было заложено два меридиональных профиля: западный, протяженностью более 420 км и восточный — около 170 км. Флористические сборы проведены в 30 пунктах, из них в 25 — с помощью вертолета.

В связи с тем, что отряд пользовался в большинстве случаев попутным транспортом, не всегда удавалось провести флористические исследования по методу конкретных флор. Таким методом обследован лишь один пункт — в окрестностях с. Тиличики, где находилась база отряда, что позволило сделать сборы с перерывами на протяжении всего периода работы. Сборы в остальных пунктах следует рассматривать лишь как частичные (заведомо неполные) (Юрцев, 1975), по которым можно судить лишь о некоторых особенностях местной флоры, но отнюдь не об уровне ее богатства.

Приведем краткую характеристику пунктов сбора в хронологическом порядке их посещения (рис. 1): *1* — окр. с. Тиличики, сборы проводились с перерывами с 8 VII по 15 IX 1974 г.; обследованы все растительные формации от литорали до вершин Тиличикских гор, окаймляющих село с севера, с горными каменистыми пустынями, поднимающимися почти на 700 м над ур. м. (218 видов); *2* — Восточнее горы Янатай в горах Майны—

Тапель—Тунуп на Ветвейском хр., который находится в ю.-з. отрогах Корякского нагорья, в пределах 350—650 м над ур. м., горная кустарниковая тундра, 14 VII (34 вида); *3* — окр. с. Олюторка, на зап. низинном берегу п-ва Говен, 15 VII (119 видов); *4* — междуречье Тапельваяма и Огинраваяма на Ветвейском хр., цирк, около 400 м над ур. м., восточнее сопки 905, 16 VII (12 видов); *5* — окр. с. Манилы, берег р. Пенжины, 18 VII и 21 VIII (69 видов); *6* — восточнее г. Белой, выходы карбонатных пород в Таловских горах Пенжинского хр., на выс. 450—700 м над ур. м., 19—22 VII (134 вида); *7* — западнее сопки 964, на с.-в. отрогах Скалистого хр., в бассейне р. Кубавеем, 24—26 VII (83 вида); *8* — окр. с. Манилы, гора Каменная, выс. 650—750 м над ур. м., 27 VII (46 видов); *9* — бухта Наталии, участок вдоль берега Берингова моря до 600 м над ур. м., 25—27 VII (73 вида); *10* — 10—12 км юго-западнее горы Сейнав, на Ветвейском хр., 400—700 м над ур. м., выходы обохренных песчаников, 1—3 VIII (64 вида); *11* — г. Романиха, в бассейне р. Шайбовеем, 500—700 м над ур. м., 5 VIII (7 видов); *12* — окр. метеостанции Верхнее Пенжино, долина р. Пенжины, около 360 м над ур. м., 5 VIII (10 видов); *13* — сопка Павла, южнее Верхнего Пенжино, 700—1000 м над ур. м., 6 VIII (18 видов); *14* — Сопка Шайбовеем, западнее Верхнего Пенжино, 500—700 м над ур. м., 6 VIII (20 видов); *15* — юго-западнее г. Белка, долина р. Шайбовеем, около 340 м. над ур. м., 6 VIII (4 вида); *16* — сопка Баранья, северо-восточнее г. Белка, 500—850 м над ур. м., 7 VIII (23 вида); *17* — водораздел рек Романихи и Холуховчан, восточнее оз. Горного, лиственничное редколесье, около 380 м над ур. м., 7 VIII (23 вида); *18* — долина р. Шайбовеем, западнее горы Романихи, около 320 м над ур. м., 7 VIII (12 видов); *19* — среднее течение р. Правый Мургаль, скалы, 8 VIII (2 вида); *20* — долина р. Гачны Яваям (приток р. Евьянваям), на зап. отрогах Ветвейского хр., 8 VIII (75 видов); *21* — окр. с. Хаилино, каменноберезник, около 150 м над ур. м., 9 VIII (16 видов); *22* — верховье р. Ыллынгваям, в ю.-з. отрогах Ветвейского хр., 13 VIII (56 видов); *23* — окр. Верхнего озера, в верховье р. Ейваям на п-ве Говен, 200—500 м над ур. м., 17 VIII (82 вида); *24* — окр. пос. Медвежка, вост. склоны сопки Терпения, до 600 м над ур. м., 21 VIII (34 вида), *25* — окр. с. Ачайваям, тополевники и долинные луга, 27—28 VIII (57 видов); *26* — окр. с. Ачайваям, юго-восточнее г. Качкиной, плато, 300—500 м над ур. м., 29 VIII (18 видов); *27* — окр. бывшего с. Тылмай, плато на правом берегу р. Апуки, 300—450 м над ур. м., 30 VIII—2 IX (65 видов); *28* — Перевал в верховье рек Укэлаята и Ачайваяма, подножье г. Ледяной (2562 м. над ур. м.), 500—1000 м над ур. м., 4—7 IX (81 вид); *29* — Восточнее г. Туманной, долина р. Хатырки, в верхнем ее течении, около 200 м над ур. м., 8 IX (16 видов); *30* — южнее горы Шпиль, верховье р. Комеутюям, 450—1000 м над ур. м., 8—9 IX (54 вида).

Пункты *1—4*, *9—10*, *20—30* расположены на Корякском нагорье, пункт *6* — на Пенжинском хр., пункты *5*, *7*, *8*, *11 —19* — на восточных отрогах Колымского нагорья.

Пункты 1—*4*, *9—10* и *21—28* и *30* находятся в Олюторском р-не, пункты *5—8* и *11—20* — в Пенжинском р-не Корякского национального округа, а пункт *29* — в Беринговском р-не Чукотского национального округа.

Растительность обследованной территории неоднородна. Пункты, расположенные на с.-з. (*7*, *11—19*), относятся к выделенной Б. А. Юрцевым (1974) Анюйской провинции Бореальной флористической области. Здесь распространены редколесья, образованные лиственницей Гмелина.

На остальной территории представлены различные варианты формаций стлаников, образованные преимущественно кедровым стлаником и ольховником камчатским. Горные тундры изобилуют многочисленными видами семейства вересковых. На соответствующих высотах широко представлены каменистые тундры и пустыни.

Авторам принадлежат сборы, проведенные в пунктах *1—2*, *4*, *24—28*, *29* (частично) и *30*; С. С. Харкевич произвел сборы в пунктах *5—12*, *14—19*,

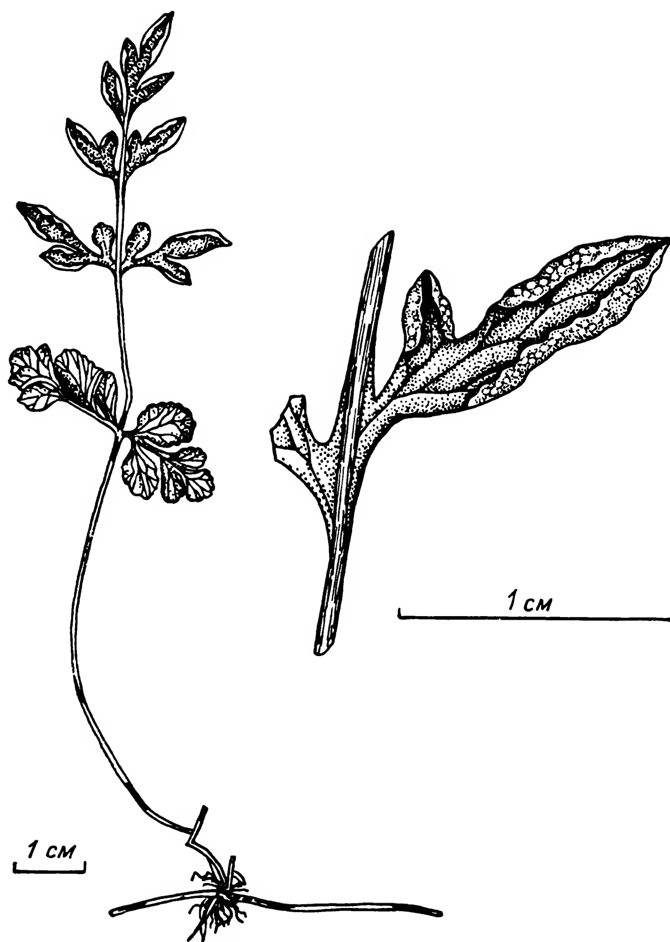


Рис. 2. *Cryptogramma stelleri* (S. G. Gmel.) Prantl (рис. Н. Н. Качура).

21—23; В. Ю. Баркалов и А. Е. Кожевников — в пункте *3*, С. С. Харкевич и М. Ю. Горшков — в пункте *13*, Т. Г. Буч и В. Ю. Баркалов — в пункте *9*, Т. Г. Буч и А. Е. Кожевников — в пункте *20*; в пункте *29* основные сборы сделаны В. Ю. Баркаловым и М. Ю. Горшковым.

Выражаем глубокую благодарность коллегам, любезно просмотревшим образцы, уточнившим наши определения или определившим некоторые виды: А. И. Толмачеву (*Papaver*, *Draba*), Б. А. Юрцеву (*Oxytropis*), С. Ю. Липшицу (*Saussurea*), Т. В. Егоровой (некоторые виды *Carex*, *Eriophorum*), В. И. Грубову (*Leontopodium*), В. В. Петровскому (*Papaver*, *Potentilla*, *Senecio*), А. Е. Боброву (*Woodsia*), А. А. Короткову (*Artemisia*), А. К. Скворцову (*Salix*, *Epilobium*), В. Н. Ворошилову (*Taraxacum*), А. Е. Маценко (*Stellaria*), В. С. Новикову (*Luzula*), Н. С. Пробатовой (*Poaceae*), О. В. Ребристой (*Castilleja*) и Ю. Д. Гусеву (*Chenopodium*).

Ниже приводится список собранных видов сосудистых растений, документированных гербарными образцами, хранящимися в БПИ, во Владивостоке (VLA). Дублетные образцы переданы в Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), частично — в Главный ботанический сад АН СССР (МНА). Указанные в списке местонахождения не всегда отражают фактическое распространение вида, частоту его встречаемости. Так, кедровый стланик *Pinus pumila*, собранный для гербария лишь в пункте *1* (с. Тиличики), встречается во всех без исключениях пунктах. Так же распространена толокнянка *Arctous alpina*, собранная для гербария лишь в пунктах *1*, *27*, *28*, и т. д.

Наиболее интересные флористические находки обозначены в списке условными значками: + — виды, не указанные для Корякского района в опубликованных выпусках «Арктической флоры СССР» (вып. I—VI, *Polypodiaceae-Ranunculaceae*); ++ — виды, не указанные для Арктики в тех же выпусках «Арктической флоры СССР»; +++ — виды, не указанные для Анадырского района «Флоры СССР» (т. т. VII — XXX, начиная с сем. *Ranunculaceae*).

Список составлен по принятой во «Флоре СССР» системе Энглера, с добавлением ряда позднее установленных семейств и учетом позднейших дополнений и изменений (Черепанов, 1973).

Вид	Пункты сбора
+ *Athyrium distentifolium* Tausch ex Opiz	23
++ *Cryptogramma acrostichoides* R. Br.	1, 9, 23, 24
+ *C. stelleri* (S. G. Gmel.) Prantl (рис. 2)	9
Cystopteris fragilis (L.) Bernh.	6, 19, 23, 27
+ *C. dickieana* Sim	1, 6, 9, 23, 27
Dryopteris dilatata (Hoffm.) A. Gray	1, 23
D. fragrans (L.) Schott	1, 7, 11, 14, 20
+ *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm.	27
+ *G. remote-pinnatum* (Hayata) Ching	19
+ *Thelypteris phegopteris* (L.) Sloss	23
Woodsia alpina (Bolt.) S. F. Gray	18
W. galbella R. Br.	1, 14
W. ilvensis (L.) R. Br.	23, 27, 30
+ *W. intermedia* Tagawa	1, 9, 27
Botrychium boreale Milde	23, 25, 27
B. lunaria (L.) Sw.	23
Equisetum arvense L.	1, 14, 25
E. fluviatile L.	26
E. pratense Ehrh.	7, 28
E. scirpoides Michx.	14
E. sylvaticum L.	1
E. variegatum Schleich.	1, 3, 28
Diphasium alpinum (L.) Rothm.	1, 9, 26, 27, 30
D. complanatum (L.) Rothm.	1, 21
Huperzia selago (L.) Bernh. ex Schrank et Mart.	1, 2, 7, 22, 27
Lycopodium annotinum L.	1, 2, 14, 23, 26, 27, 30
L. clavatum L.	1, 9, 27, 30
Selaginella sibirica (Milde) Hieron.	7, 28, 30
++ *Isoetes asiatica* (Makino) Makino	26
Larix gmelinii (Rupr.) Rupr.	7, 11, 17
Pinus pumila (Pall.) Regel.	1
Juniperus sibirica Burgsd.	1, 9, 20, 25
Sparganium minimum Wallr.	25
Triglochin palustre L.	3, 25
Agrostis clavata Trin.	1, 20
A. kudoi Honda (*A. trinii* auct. fl. arct.)	5
A. scabra Willd.	1, 21
Alopecurus amurensis (Kom.) Kom.	5, 9, 20, 25
A. stejnegeri Vasey	4, 10, 22, 23, 27, 30
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal	1, 5, 17, 29
A. latifolia (R. Br.) Griseb.	1, 3—5, 8, 13, 20, 27, 28
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	5, 20, 25
Beckmannia syzigachne (Steud). Fern.	5
Calamagrostis arctica Vasey	6
C. langsdorffii (Link) Trin.	6, 25, 27—30
C. lapponica (Wahl.) C. Hartm.	1, 7, 21, 26, 28
C. neglecta (Ehrn.) Gaertn., Mey. et Scherb.	3
C. sesquiflora (Trin.) Tzvel.	22—24, 27, 30
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev.	1, 5
+ *D. flexuosa* (L.) Trin.	23
+ *D. glauca* C. Hartm.	1
D. sukatschewii (Popl.) Roshev.	3
Festuca altaica Trin.	1, 3, 6, 23, 27, 28
F. auriculata Drob.	7, 28
F. brachyphylla Schult. et Schult. f.	1, 8
F. lenensis Drob.	10
F. rubra L. ssp. *arctica* (Hack.) Govor.	10
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.	1, 3, 6—8, 16

(Продолжение)

Вид	Пункты сбора
++ *Hierochloë glabra* Trin. ssp. *sibirica* (Tzvel.) Tzvel.	1
H. odorata (L.) Beauv.	9
Hordeum jubatum L.	21
+ *Koeleria asiatica* Domin.	10
Leymus mollis (Trin.) Pilg.	1, 3, 24
L. interior (Hult.) Tzvel.	15, 23, 28
L. villosissimus (Scribn.) Tzvel.	5
+ *Phippsia algida* (Soland.) R. Br.	28
Poa alpigena (Blytt) Lindm.	1, 5, 25
P. arctica R. Br.	1, 3, 5—7, 9, 20, 21, 26, 28
P. eminens C. Presl	1
P. glauca Vahl	1, 5, 6, 14, 28, 30
+ *P. leptocoma* Trin.	7
P. malacantha Kom.	1, 2, 5, 7, 9, 22, 23, 27, 30
P. nemoralis L.	9, 20, 25
++ *P. ochotensis* Trin.	20
P. paucispicula Scribn. et Merr.	9, 23, 27, 30
P. pseudoabbreviata Roshev.	8
Puccinellia hauptiana V. Krecz.	1, 5
+ *P. wrightii* (Scribn. et Merr.) Tzvel.	10
Roegneria borealis (Turcz.) Nevski	6, 17, 20, 25
R. confusa (Roshev.) Nevski	5
R. jacutensis (Drob.) Nevski	17
R. macroura (Turcz.) Nevski	1
R. mutabilis (Drob.) Hyl.	1
R. scandica Nevski	1
Trisetum sibiricum Rupr.	9, 25
T. spicatum (L.) K. Richt. ssp. *spicatum*	6, 7, 13, 23, 27, 30
T. spicatum ssp. *alaskanum* (Nash) Hult.	1
T. spicatum ssp. *molle* (Kunth) Hult.	1, 3, 5, 6, 9, 12, 17, 20, 25, 30
Zerna arctica (Shear) Tzvel.	20, 28
Z. pumpelliana (Scribn.) Tzvel.	3, 6, 25
Carex angarae Stoud.	1, 3
C. appendiculata (Trautv. et Mey.) Kük.	20
C. atrofusca Schkuhr	6
C. capitata L.	3
+ *C. concolor* R. Br.	3, 22
C. cryptocarpa C. A. Mey.	3, 5
C. curta Good.	1, 6, 26
C. eleusinoides Turcz. ex Kunth	1, 3
C. fuscidula V. Krecz. ex Egor.	1
C. globularis L.	1
C. gmelini Hook. et Arn.	1, 3
+ *C. gynocrates* Wormsk.	1, 3
+ *C. hepburnii* Boott	6
++ *C. jacutica* V. Krecz.	29
C. loliacea L.	1
C. lugens H. T. Holm	3
C. melanocarpa Cham. ex Frautv.	6
C. membranacea Hook.	28
C. micropoda C. A. Mey.	23, 27, 30
C. pallida C. A. Mey.	3, 5, 12
C. podocarpa R. Br.	1, 2, 6—9, 13, 14, 22, 30
C. rariflora (Wahl.) Smith	1, 27
C. rhynchophysa C. A. Mey.	1, 17, 20, 25, 26
C. rotundata Wahl.	1, 6, 26
C. rupestris Bell. ex All.	28
C. scirpoidea Michx.	6
C. soczavaeana Gorodk.	1, 5, 13, 24
C. sordida Cham. ex Heurck. et Muell.	20
C. tripartita All.	1, 7, 13, 22, 27, 30
C. williamsii Britt.	1
Eriophorum medium Anderss.	1, 6
E. polystachion L.	1, 3, 5
E. scheuchzeri Hoppe	1
E. vaginatum L.	1, 8
Scirpus maximoviczii Clarke	8
Trichophorum caespitosum (L.) C. Hartm.	23
Juncus arcticus Willd. ssp. *alaskanus* Hult.	3
J. beringensis Buchenau	1, 2, 9, 23, 24, 27
J. biglumis L.	8, 24, 27

Вид	Пункты сбора
J. brachyspathus Maxim.	29
J. castaneus Smith	3, 20
J. castaneus ssp. *leucohlamys* (Zing. ex V. Krecz.) Hult.	1, 3, 5
J. filiformis L.	18, 20
J. triglumis L. ssp. *albescens* (Lange) Hult.	8, 10
Luzula beringensis Tolm.	1, 10, 22, 23, 30
L. capitata (Miq.) Kom.	7
L. confusa Lindb.	1
++ *L. melanocarpa* (Michx.) Desv.	3
L. multiflora (Retz.) Lej. ssp. *kjellmanniana* (Miyabe et Kudo) Tolm.	5
L. parviflora (Ehrh.) Desv.	7
L. sibirica V. Krecz.	1, 7
L. unalaschkensis (Buchenau) Satake	1, 7
L. wahlenbergii Rupr.	3
Fritillaria camtschatcensis (L.) Ker-Gawl.	1, 3
Lloydia serotina (L.) Reichb.	1, 6, 8, 16, 23
Tofieldia coccinea Richards.	1, 3, 6, 23, 27
Veratrum lobelianum Bernh.	1, 3, 7
Allium schoenoprasum L.	3, 9, 10, 18, 23
A. strictum Schrad.	1, 6, 20
Iris setosa Pall. ex Link	1, 9, 27
Coeloglossum viride (L.) C. Hartm.	2
Corallorhiza trifida Chatel.	1
Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Sckvorts.	20
Populus suaveolens Fisch.	17, 20, 25
Salix arctica Pall. ssp. *arctica*	2, 6, 9, 26, 28
S. arctica ssp. *crassijulis* (Trautv.) A. Skvorts.	1, 2, 23
S. bebbiana Sarg.	21
S. chamissonis Anderss.	3, 4, 7
S. fuscescens Anderss.	1, 7
S. hastata L.	1, 3, 7
S. krylovii E. Wolf	1, 17
S. lanata L.	28
S. phlebophylla Anderss.	8, 30
S. polaris Nahl.	1, 7, 27, 30
S. pseudopentandra Flod.	25
S. reptans Rupr.	10
S. reticulata L.	1, 4, 6, 10, 16, 27, 28
S. saxatilis Turcz. ex Ledeb.	1, 3, 30
S. sphenophylla A. Skvorts.	1, 2, 3, 25—29
S. tschuktschorum A. Skvorts.	7, 13, 22, 27
Urtica angustifolia Fisch. ex Hornem.	25
+ *U. dioica* L.	1
Alnus hirsuta (Spach) Turcz. ex Rupr.	20, 25
Betula ermani Cham.	6, 10, 23, 24
B. exilis Sukacz.	1, 3, 7, 30
B. middendorfii Traut. et Mey.	1, 3, 6
Duschekia sinuata (Regel) Pouzar ssp. *kamtschatica* (Regel) Holub	1, 3
Aconogonon riparium (Georgi) Hara	10, 23
A. tripterocarpum (A. Gray) Hara	1, 2, 3, 5, 7—9, 13, 23
Koenigia islandica L.	1, 6, 20, 27
Oxyria digyna (L.) Hill	1, 7—9, 16, 23
+ *Polygonum aviculare* L.	1
+ *P. bistorta* L. ssp. *bistorta*	1
P. bistorta ssp. *ellipticum* (Will. ex Spreng.) Petrovsky	2, 3, 6—8, 13
P. humifusum Pall. ex Ledeb.	5, 20, 25
P. viviparum L.	1, 3, 27, 30
Rumex acetosa L. ssp. *pseudooxyria* Tolm.	10
R. acetosella L.	1
R. aquaticus L.	21
R. arcticus Trautv.	1, 3, 9, 20
+ *R. gmelinii* Turcz.	1
R. lapponicus (Hiit.) Czernov	1
Reynoutria convolvulus (L.) Shinners	20
++ *Chenopodium opulifolium* Schrad.	25
+ *Ch. prostratum* Bunge	20
Claytonia acutifolia Pall. ex Schult.	1, 3, 7, 8, 20, 30
+ *C. arctica* Adams	6
C. tuberosa Pall. ex Schult.	10
Montia lamprosperma Cham.	1, 3

(Продолжение)

Вид	Пункты сбора
Arenaria capillaris Pair.	6, 7, 16, 28
Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht. ssp. *beeringianum*	3—6, 9, 10, 18, 20, 28, 30
C. beeringianum ssp. *bialynickii* (Tolm.) Tolm.	8, 10
+ *C. maximum* L.	3, 9, 10
Dianthus repens Willd.	2, 5, 6, 7, 10, 28
+ *Gasterolychnis affinis* (Vahl) Tolm. et Kozh.	6, 10, 16, 28
G. apetala (L.) Tolm. et Kozh.	10
Honkenya peploides (L.) Ehrh.	1, 3
Minuartia arctica (Stev. ex Ser.) Graebn.	2, 5, 6, 10
M. biflora (L.) Schinz et Thell.	7, 23, 27, 28, 30
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.	6, 13, 22, 23, 27, 28
M. rubella (Wahl.) Hiern	1, 3, 6, 8, 14, 28
M. verna (L.) Hiern	1, 20, 28, 29
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl	1, 3, 17, 20, 29
Sagina intermedia Fenzl	3, 27
+ *S. saginoides* (L.) Karst.	24
Silene acaulis (L.) Jacq.	6, 10, 28
+ *S. alba* (Mill.) E. Krause	25
S. repens Patr.	3, 6
S. stenophylla Ledeb.	2, 5—7, 10, 11, 30
+ *S. vulgaris* (Moench) Garcke	20
+ *Stellaria calycantha* (Ledeb.) Bong.	3, 22, 25, 26
S. ciliatosepala Trautv.	6
S. crassifolia Ehrh.	1, 3, 5, 9, 25, 28
S. crassipes Hult.	3
S. diffusa Willd. ex Schlecht.	20
S. edwardsii R. Br.	6, 7, 10
++ *S. fenzlii* Regel	1, 27
S. fischeriana Ser.	6, 16, 17, 20, 23, 28
S. humifusa Rottb.	3, 5, 20, 29
S. longifolia Muehl.	5, 12, 20
S. palustris Retz.	5, 9
S. radians L.	4, 20, 21
+ *S. umbellata* Turcz. ex Kar. et Kir. *Wilhelmsia physodes* (Ser.) McNeill	1, 7, 27, 28
-*Merckia physodes* (Ser.) Frisch. ex Chum. et Schlecht.	18, 29
Aconitum delphinifolium DC.	1, 6, 7, 9, 17, 20, 22, 23
Anemone drummondii S. Wats.	6
+ *A. multiceps* (Greene) Standl.	6
A. richardsonii Hook.	1, 3, 7, 23
A. sibirica L.	1, 2, 6, 7, 9, 22, 30
Atragene ochotensis Pall.	21
Batrachium trichophyllum (Chaix) Bosch.	25
+ *Caltha arctica* R. Br.	9
C. sibirica (Regel) Tolm.	1, 22
Delphinium brachycentrum Ledeb.	1, 6, 7, 9, 10, 14, 18, 23
Pulsatilla dahurica (Fisch.) Spreng.	14, 17
P. multifida (Pritz.). Juz.	6, 7
++ *Ranunculus eschscholtzii* Schlecht.	22, 23
R. gmelinii DC.	1, 3, 5. 6, 20, 21
R. hyperboreus Rottb.	1, 3, 24
R. lapponicus L.	1, 3
R. nivalis L.	7, 8, 22, 30
R. pallasii Schlecht.	1
R. pygmaeus Wahl.	1, 7, 9, 22, 23, 28, 30
R. repens L.	1, 21
R. reptans L.	9, 18
+ *R. sceleratus* L.	5
R. sulphureus C. J. Phipps	2, 22, 23
Thalictrum alpinum L.	4, 6, 23, 28
Th. minus L. ssp. *kemense* (Fries) Hult.	1, 25
Th. sparsiflorum Turcz. ex Fisch. et Mey.	1, 9, 20
Trollius membranostylis Hult.	1, 7, 30
Papaver microcarpum DC.	6, 23
+++ *P. keelei* A. E. Pors.	6
+++ *P. paucistaminum* Tolm. et Petrovsky	8
+++ *P. pulvinatum* Tolm.	10
Corydalis arctica M. Pop.	4, 9
+++ *C. sibirica* (L. f.) Pers.	5
Dicentra peregrina (J. Rudolph) Makino	1, 22, 23
+++ *Arabis pendula* L.	1
Barbarea orthoceras Ledeb.	1, 3, 18, 20

(Продолжение)

Вид	Пункты сбора
+++ *Brassica campestris* L.	1
+++ *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik.	25
Cardamine bellidifolia L.	1, 6, 8, 13, 14, 16, 22, 23, 27, 30
+++ *C. microphylla* Adam	6, 10
+++ *C. pedata* Regel et Tiling	7
C. pratensis L.	1, 3, 22
+++ *C. regeliana* Miq.	1, 25
+++ *C. tenuifolia* (Ledeb.) Turcz.	6
+++ *C. umbellata* Greene	22, 23, 24
C. victoris N. Busch	8, 10
Cardaminopsis kamtschatica (Fisch.) O. E. Schulz	1, 6, 9, 17, 18, 20, 23, 28
Cochlearia fenestrata R. Br.	3, 9
+++ *Descurainia sophia* (L.) Webb. ex Prantl	5
+++ *Draba borealis* DC.	6
+++ *D. camtschatica* (Cham. et Schlecht.) N. Busch	9, 14
+++ *D. chamissonis* G. Don	17
+++ *D. daurica* DC.	1
D. fladnizensis Wulf.	6
D. jivenilis Kom.	1, 3
+++ *D. lanceolata* Royle	5
D. nivalis Liljebl.	6, 28
+++ *D. pseudopilosa* Pohle	6, 10
D. stenopetala Trautv.	6
Ermania parryoides Cham.	6, 28
Erysimum cheiranthoides L.	1, 3
+++ *E. hieracifolium* L.	25
E. pallasii (Pursh) Fern.	11
Parrya nudicaulis (L.) Boiss.	1, 2, 6—8, 16
+++ *Rorippa hispida* (Desv.) Britt.	1, 5, 20
+++ *R. islandica* (Oed.) Borb.	5, 20, 25
+++ *Thlaspi arvense* L.	25
+++ *Th. kamtschaticum* Karav. (рис. 3)	23
Saxifraga anadyrensis Losinsk.	5
+++ *S. caulescens* Siplivinsky	5
S. cernua L.	6, 9
S. cherlerioides D. Don	1, 9, 23, 27
S. davurica Willd.	8, 10
+++ *S. derbekii* Sipl.	1, 6
+++ *S. flagellaris* Sternb. ex Willd.	10
S. foliolosa R. Br.	8, 22, 27
+++ *S. funstonii* (Small) Fedde	1, 2, 3, 8, 22, 23, 27, 28
+++ *S. hieracifolia* Waldst. et Kit.	3, 8—10, 15, 29
S. hirculus L.	8, 10, 28
S. hyperborea R. Br.	1, 3, 9, 13, 22, 23, 28, 30
+++ *S. kruhsiana* Fisch. ex Ser.	6, 8, 27, 28
S. merckii Fisch.	1, 2, 7—10, 22, 27, 30
+++ *S. multiflora* Ledeb.	7, 8, 11
S. nelsoniana D. Don.	1—3, 6, 7, 13, 14
S. nivalis L.	1, 3, 9, 14, 16
+++ *S. porsildiana* (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky	7, 22, 23, 30
S. pulvinata Small	1, 6, 10
S. redowskiana Sternb.	7, 8, 11
+++ *S. redowskii* Adam	6, 10
S. serpyllifolia Pursh	1, 6, 10
+++ *S. spinulosa* Adam	6, 28
S. unalaschkensis Sternb.	10
+++ *Chrysosplenium alternifolium* L.	3, 9, 16, 25
+++ *Ch. rimosum* Kom.	23
+++ *Parnassia kotzebuei* Cham. et Schlecht.	28
+++ *P. palustris* L.	3, 6, 9, 22, 24
Ribes triste Pall.	1, 17, 20, 25
Rhodiola atropururea (Turcz.) Trautv. et Mey.	9
Rh. rosea L.	1—3, 22, 24
+++ *Rh. stephanii* (Cham.) Trautv. et Mey.	5, 6
Sedum cyaneum I. Rudolph	7
+++ *S. purpureum* (L.) Schult.	1, 20
Aruncus kamtschaticus (Maxim) Rydb.	1, 6, 27
Comarum palustre L.	3, 20, 24
Dasiphora fruticosa (L.) Rydb.	1. 3
+++ *Dryas ajanensis* Juz.	6
+++ *D. grandis* Juz.	28

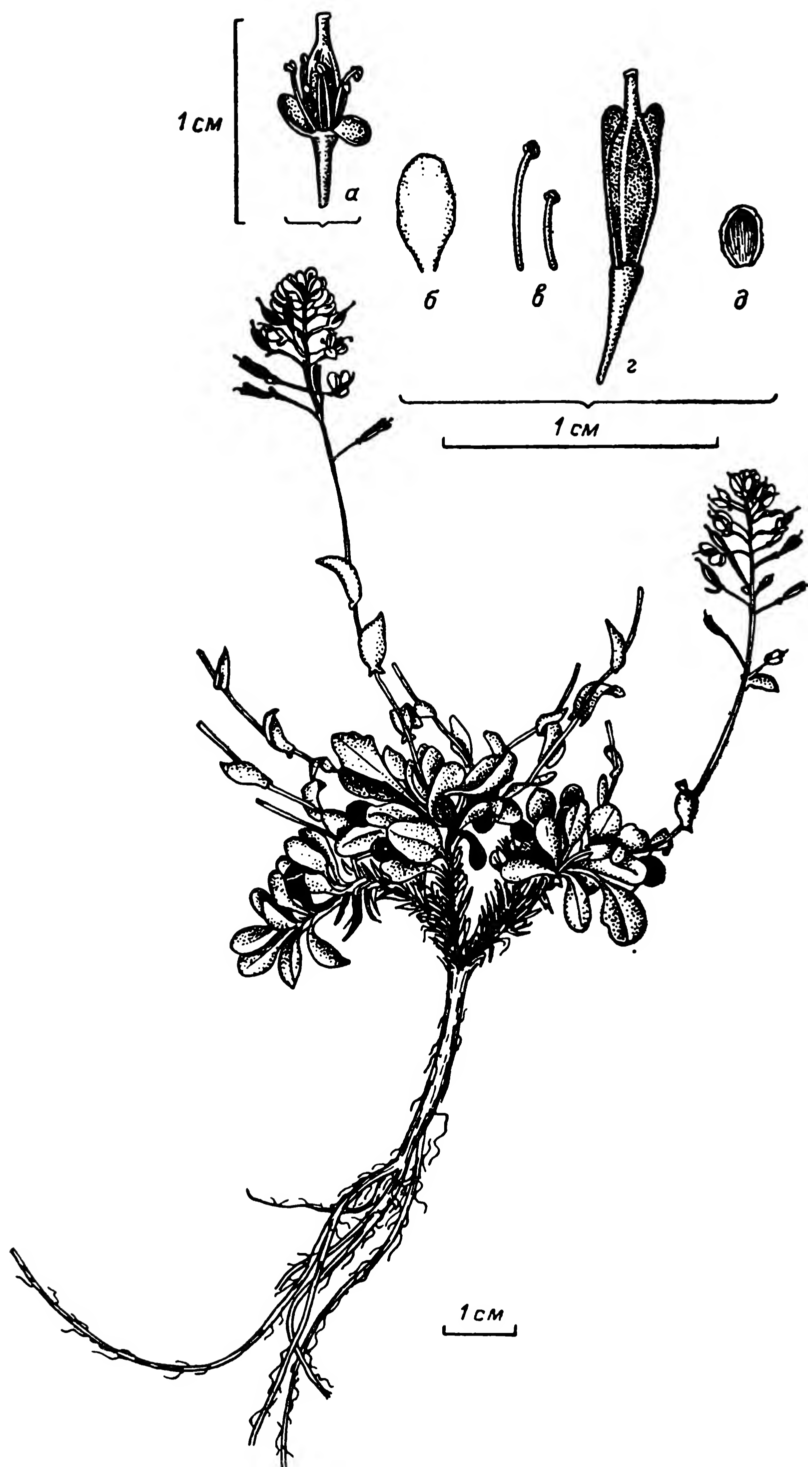


Рис. 3. *Thlaspi kamtschaticum* Karav.

а — чашелистик, *б* — лепесток, *в* — тычинки, *г* — пестик, *д* — семя (рис. Н. Н. Качура).

(Продолжение)

Вид	Пункты сбора
D. punctata Juz.	1, 6, 7, 10, 30
+++ *Geum aleppicum* Jacq.	25
Neosieversia glacialis (Adam) F. Bolle	8, 16
+++ *Potentilla* cf. *crantzii* (Crantz) Beck ex Fritsch	28
P. egedii Wormsk.	3
P. elegans Cham. et Schlecht.	13, 27
P. fragiformis Willd.	5
+++ *P.* cf. *gelida* C. A. Mey.	30
+++ *P. hookeriana* Lehm.	14
+++ *P. hyparctica* Malte	28
+++ *P. multifida* L.	25
P. nivea L.	6, 7, 14, 28
+++ *P. norvegica* L.	1, 24
+++ *P. stipularis* L.	12, 14
+++ *P. stolonifera* Lehm. ex Ledeb.	1
P. uniflora Ledeb.	2, 3, 6, 7, 10, 16, 27, 28
+++ *Rosa acicularis* Lindl.	5, 7, 14, 20
+++ *R. jacutica* Juz.	20
Rubus arcticus L.	3
R. chamaemorus L.	1
+ *Sanguisorba officinalis* L.	3, 10
+++ *Sibbaldia procumbens* L.	23, 24, 27, 30
Sieversia pusilla (Gaertn.) Hult.	1, 3, 7, 8, 10, 13, 23
Spiraea salicifolia L.	17, 21
S. stevenii (Schneid.) Rydb.	1, 2, 5, 7, 23, 30
+++ *Sorbus kamtschatcensis* Kom.	21
S. sambucifolia (Cham. et Schlecht.) M. Roem.	1, 24
Astragalus alpinus L.	3, 5, 6, 18, 20, 25, 30
A. atlasovii Kom.	25
A. frigidus (L.) A. Gray	6, 20
A. schelichowii Turcz.	17, 20
+++ *A. tugarinowii* Basil.	6, 7, 16
+++ *A. umbellatus* Bunge	6
+++ *Hedysarum arcticum* B. Fedtsch.	1, 3, 5, 6, 9, 12, 20, 23, 27—29
Lathyrus aleuticus (Greene) Pobed.	1, 3
L. pilosus Cham.	5
+++ *Oxytropis ajanensis* (Regel et Tiling) Bunge	6, 28
O. longipes Fisch.	18
O. maydelliana Trautv.	5, 6
+++ *O. middendorffii* Trautv.	28
O. revoluta Ledeb.	23, 24, 27
O. tschuktschorum Jurtz.	1, 2, 6
O. vassilczenkoi Jurtz.	6, 10, 25, 28
+++ *Vicia sativa* L.	20
Geranium erianthum DC.	1, 3
+++ *Callitriche palustris* L.	20, 25
C. subanceps V. Petr.	26
Empetrum androgynum V. Vassil.	7, 26
+++ *Impatiens noli-tangere* L.	20
Viola biflora L.	1, 6, 23, 27, 28
V. repens Turcz. ex Trautv. et Mey.	1, 3, 7, 10, 20, 21, 23—27, 29
Chamaenerion angustifolium (L.) Scop.	5
Ch. latifolium (L.) Th. Fr. et Lange	1, 3, 9, 20
+++ *Epilobium anagallidifolium* Lam.	22
+++ *E. bongardii* Hausskn.	1, 9, 23
+++ *E. davuricum* Fisch. ex Hornem.	8
+++ *E. palustre* L.	5, 17, 21, 22, 26
+++ *E. sertulatum* Hausskn.	22, 23, 30
Hippuris vulgaris L.	1, 3, 26, 29
Angelica gmelinii (DC.) M. Pimen.	1, 25
+++ *A. genuflexa* Nutt. ex Torr. et Gray	22, 24
+++ *Anthriscus aemula* (Worom.) B. Schischk.	20
Bupleurum triradiatum Adam ex Hoffm.	1, 2, 6, 23
Cicuta virosa L.	1
Cnidium ajanense (Regel et Til.) Drude	1, 3, 5, 8, 10, 27
+++ *Ligusticum hultenii* Fern.	3
Phlojodicarpus villosus (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Ledeb.	6
Chamaepericlymenum suecicum (L.) Aschers. et Graebn.	1, 3, 23
Pyrola incarnata (DC.) Freyn	1, 3, 6, 16, 17, 20, 25, 28
+++ *P. minor* L.	9, 22—24, 28

	Вид	Пункты сбора
+++	*Ramischia secunda* (L.) Garcke	6, 16, 28
	Andromeda polifolia L.	1
	Arctous alpina (L.) Niedenzu	1, 27, 28
	A. erythrocarpa Small	1, 6, 29
	Cassiope ericoides (Pall.) D. Don	11, 13
	C. tetragona (L.) D. Don	1, 2, 6, 7, 10, 27, 28
	Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud.	1, 13
	L. palustre L.	7
	Loiseleuria procumbens (L.) Desv.	1, 30
	Phyllodoce coerulea (L.) Babingt.	1, 7, 23, 30
	Rhododendron aureum Georgi	1, 7, 28
	Rh. camtschaticum Pall.	1, 7
	Rh. parviflorum Adam	5, 6, 28
+++	*Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr.	1, 3
+++	*Vaccinium minus* (Lodd.) Worosch.	1
	V. uliginosum L.	1, 3, 26
	Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai	1, 13, 23
	Androsace capitata Willd.	6
+++	*A. filiformis* Retz.	3, 20
+++	*A. septentrionalis* L.	25
	Douglasia ochotensis (Willd. ex Roem. et Schult.) Hult. (=*Androsace ochotensis* Willd. ex Roem. et Schult.)	7
	Primula borealis Duby	6
	P. cuneifolia Ledeb.	1, 3, 8, 10, 22, 23
+++	*Trientalis europaea* L.	1, 3
	Armeria arctica (Cham.) Wallr.	6, 10
+++	*Gentiana algida* Pall.	6, 10, 22—24
	G. auriculata Pall.	1, 5, 9, 20, 22, 25, 27, 29
	G. glauca Pall.	1, 2, 3, 7, 9, 10, 12, 13, 23, 27, 28, 30
+++	*Lomatogonium carinthiacum* (Wulf.) Reichb.	28
+++	*L. rotatum* (L.) Fries et Nym.	25
	Menyanthes trifoliata L.	1, 3
	Polemonium boreale Adam	6, 28
	P. pacificum V. Vassil.	1, 7, 9, 22
	P. villosum I. Rudolph ex Georgi	6, 17
+++	*Eritrichium villosum* (Ledeb.) Bunge	4, 8, 10, 22, 28, 30
+++	*Hackelia deflexa* (Wahl.) Opiz	1
+++	*Lappula anisantha* (Turcz. ex Bunge) Gucrke	25
	Mertensia kamczatica (Turcz.) DC.	1, 3, 6, 7, 16, 22
	M. maritima (L.) S. F. Gray	3
+++	*Myosotis suaveolens* Waldst. et Kit.	6, 9, 17, 28
	Castilleja caudata (Pennell) Rebr.	6, 10
	C. hyperborea Pennell	2, 30
	C. pavlovii Rebr.	12, 22, 27
+++	*Euphrasia frigida* Pugsl.	5
	Lagotis minor (Willd.) Standl.	4, 8, 10, 22, 27
+++	*Limosella aquatica* L.	25 (известен из бассейна Пенжины)
	Pedicularis anthemifolia Fisch. ex Colla	6, 7
	P. capitata Adam	2, 6—8
	P. labradorica Wirsing	1, 3, 6—8, 23
	P. lanata Willd. ex Cham. et Schlecht.	1, 7, 10
	P. langsdorfii Fisch. ex Stev.	2, 7, 8, 10, 22
	P. lapponica L.	1, 2
	P. oederi Vahl	4, 6, 8, 10, 23
	P. sceptrum-carolinum L.	3
+++	*P. striata* Pall.	20
	P. sudetica Willd.	8—10, 22
	P. verticillata L.	1, 3, 5, 6, 9, 10, 20, 22—24, 27, 30
	Dracocephalum palmatum Steph. ex Willd.	7, 14, 28
+++	*Galeopsis bifida* Boenn.	1
	Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch.	1, 5, 6, 14, 28
	Pinguicula glandulosa Trautv. et Mey.	6, 8
	P. villosa L.	1
	Plantago major L.	1
+++	*Galium baicalense* Pobed.	3, 6
	G. boreale L.	1, 3, 5, 6, 17, 20, 23, 27
	Linnaea borealis L.	1, 3, 22, 28
	Lonicera kamtschatica Pojark.	1, 3, 20
	Valeriana capitata Pall.	1, 3, 5, 6, 9, 10, 22, 23

(Продолжение)

	Вид	Пункты сбора
	Astrocodon kruhseanus (Fisch. ex Regel et Tiling) Fed.	5, 10
	Campanula lasiocarpa Cham.	1, 3, 9, 22, 24, 26—28, 30
	C. uniflora L.	6
	Antennaria dioica (L.) Gaertn.	1, 3, 12
	A. friesiana (Trautv.) Ekman	6, 7, 23, 24, 30
+++	*A. monocephala* DC.	1, 6, 9, 23, 24, 27, 28
	Arnica frigida C. A. Mey. ex Iljin	6—8
	A. iljinii (Maguire) Iljin	28
+++	*Artemisia arctica* Less	1, 6, 7, 9, 16, 22
	A. borealis Pall.	1, 6, 9, 10, 15, 18, 20, 28
	A. furcata M. Bieb.	1, 2, 6—8, 28
	A. glomerata Ledeb.	3, 6, 9, 10, 23, 24, 27, 28, 30
+++	*A. kruhsiana* Bess.	5, 20
+++	*A. leucophylla* (Bess.) Turcz. ex Clarke	15, 17, 25
+++	*A. opulenta* Pamp.	1, 20, 24
	A. tilesii Ledeb.	3, 9, 18, 23, 28, 30
	Aster serpentimontanus Tamamsch.	6
	A. subintegerrimus (Trautv.) Ostenf. et Rosvoll.	1, 3, 6, 9, 20, 25, 29, 30
	Cacalia hastata L.	1, 24
+++	*Cirsium kamtschaticum* Ledeb. ex DC.	23
	Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz.	6, 28
	C. nana Richardson	20
+++	*Dendranthema arcticum* (L.) Tzvel.	1, 3, 5
	Erigeron elongatus Ledeb.	1, 5, 9, 20, 24, 27, 28
+++	*E. eriocephalus* J. Vahl	23, 28
	E. humilis J. Grah.	6, 9, 23, 27, 28
	E. komarovii Botsch.	10, 22, 30
+++	*Gnaphalium uliginosum* L.	21, 24
+++	*Hieracium triste* Willd. ex Spreng.	9, 23
+++	*Lactuca sibirica* (L.) Benth. ex Maxim.	5, 20, 24, 25
+++	*Leontopodium discolor* Beauv.	6
+++	*L. kurilense* Takeda	28
+++	*Lepidotheca suaveolens* (Pursh) Nutt.	1
	Nardosmia frigida (L.) Hook.	20—22, 24, 29
+++	*N. glacialis* Ledeb.	14, 16
	Ptarmica alpina (L.) DC.	1, 3, 5
	Saussurea nuda Ledeb.	3, 5, 10, 22, 30
	S. oxyodonta Hult.	1—3, 4, 6, 7, 22—24, 27
+++	*S. tilesii* Ledeb.	6, 16, 28
	Senecio arcticus Rupr.	3, 5, 20, 24
+++	*S. cannabifolius* Less.	9, 24
	S. frigidus Less.	6—8
+++	*S. kjelmanii* Porsild	6
+++	*S. pseudoarnica* Less.	1, 3
	S. resedifolius Less.	6, 10
	S. subfrigidus Kom.	1, 2, 3, 7, 9, 12, 13, 22, 23,30
	S. tundricola Tolm.	2, 6, 16, 28, 30
+++	*Solidago spiraeifolia* Fisch. ex Herd.	1, 9, 22, 23, 27
+++	*Sonchus arvensis* L.	1
	Tanacetum boreale Fisch. ex DC.	1, 20
	Taraxacum ceratophorum (Ledeb.) DC.	1, 6
	T. chamissonis Greene s. l.	1
+++	*T. hyparcticum* Dahlst. s. l.	5
	T. kamtschaticum Dahlst. s. l.	7, 9, 16, 22, 23, 27, 28
	T. lateritium Dahlst. s. l.	1, 3, 25
+++	*T. soczavae* Tzvel.	6
+++	*Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch. Bip.	5

В результате проведенного исследования выявлено 10 видов, не указанных для Советской Арктики в «Арктической флоре СССР» (вв. I—VI, Polypodiaceae-Ranunculaceae), а также более 30 видов, не отмеченных для Корякского района этой флоры.

Сопоставление нашего материала по остальным семействам (Papaveraceae—Asteraceae) с данными «Флоры СССР» (т.т. VII—XXX), выявило более 100 видов, не указанных для Анадырского района «Флоры», в состав которого входит СК. Большинство местонахождений растений для всех 30 обследованных пунктов является новым.

Из видов, указанных для Арктики впервые, значительный интерес представляет *Isoetes asiatica*, а также и другие, общие с полуостровом Камчатка: *Cryptogramma acrostichoides*, *Stellaria fenzlii*, *Ranunculus eschol-tzii*. Проникновение камчатских видов на север наблюдается и на примере таких видов, как *Deschampsia flexuosa*, *Chrysosplenium rimosum*, *Thlaspi kamtschaticum*, *Epilobium bongardii*, *E. sertulatum*, *Lomatogonium carinthiacum*, *L. rotatum*, *Cacalia hastata*, *Cirsium kamtschaticum*, *Hieracium triste*, *Senecio cannabifolius*, *Solidago spiraeifolia* и др.

Ботанико-географический интерес представляют находки таких видов, как *Cardamine pedata* и *Oxytpropis ajanensis*, считавшихся эндемами Охотского побережья.

Обнаружен также ряд местонахождений арктических или гипоарктических видов, в большинстве случаев имеющих здесь южную границу распространения: *Koeleria asiatica*, *Phippsia algida*, *Puccinellia wrightii*, *Salix reptans*, *Saussurea tilesii* и др.

На выходах карбонатных пород в Таловских горах собрана осока *Carex hepburnii*, габитуально очень напоминающая белоус *Nardus stricta* L., известная из нескольких пунктов на крайнем северо-востоке Чукотки (Юрцев и др., 1973). Здесь же собран произрастающий на открытом тундровом участке южный вид *Cardamine tenuifolia*.

В населенных пунктах найдено значительное количество сорных видов, в первую очередь из таких богатых подобными видами семейств, как *Brassicaceae* и *Asteraceae*. Из крестоцветных собраны *Arabis pendula*, *Brassica campestris*, *Capsella bursa-pastoris*, *Erysimum hieracifolium*, *Thlaspi arvense*.

В. Л. Комаров (1940) отмечал, что рудеральный сорняк *Arabis pendula* на Камчатке встречается только в Тигиле. Мы собрали этот вид в с. Тиличики, находящемся северо-восточнее Тигиля на расстоянии более 500 км по прямой. На территории животноводческой фермы в Тиличиках мы наблюдали *Cardaria draba* (L.) DC. Из сложноцветных обнаружены *Lactuca sibirica*, *Lepidotheca suaveolens*, *Sonchus arvensis*, *Tripleurospermum inodoru* и др.

Проведенное исследование не только уточнило систематический состав флоры сосудистых растений СК, но появилась возможность более конкретно судить о реальном распространении видов на обследованной территории, так как в среднем вид собран в 3 пунктах.

ЛИТЕРАТУРА

Городков Б. Н. (1935). Геоботанический и почвенный очерк Пенжинского района Дальневосточного края. Тр. Дальневост. ФАН СССР, сер. бот., I. — Катенин А. Е., В. Ф. Шамурин. (1963). Возобновление некоторых древесных и кустарниковых пород на гарях в районе залива Корфа (Корякская земля). Бот. ж., 48, 9. — Комаров В. Л. (1940). Ботанический очерк Камчатки. Камчатск. сб., I. — Кривохижин А. И.. В. Н. Сипливинский. (1974). О флоре о. Верхотурова (Берингово море). Нов. сист. высш. раст., 11. — Павлов Н. В. (1939). Материалы к флоре Пенжинского района на Дальнем Востоке. В кн.: Президенту АН СССР академику В. Л. Комарову к 70-летию со дня рождения и 45-летию научной деятельности. — Сочава В. Б. (1932). По тундрам бассейна Пенжинской губы. Изв. ГГО, 64, 4—5. — Степанова К. Д. (1971). К характеристике лугов Олюторского района Камчатской области. В кн.: Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока, I. — Тихомиров Б. А. (1935). Краткий очерк долинной растительности Пенжинского района (в связи с мероприятиями по созданию кормовой базы для молочного животноводства). Тр. Дальневост. ФАН СССР. сер. бот., 1. — Цвелев Н. Н. (1966). Два новых вида рода *Taraxacum* Wigg. флоры СССР. Нов. сист. высш. раст.. 3. — Черепанов С. К. (1973). Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР». (тт. I—XXX). — Эндемичные высокогорные растения Северной Азии. (1974). В кн.: Ареал, 2, Новосибирск. — Юрцев Б. А. (1974). Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. — Юрцев Б. А. (1975). Некоторые тенденции развития метода конкретных флор. Бот. ж., 60, 1. — Юрцев Б. А., Т. Г. Дервиз-Соколова, А. Е. Катенин, Ю. П. Кожевников, А. А. Коробков, В. В. Петровский, Т. В. Плиева, В. Ю. Разживин, Н. Н. Тараскина. (1973). Флористические находки в Чукотской тундре, 1. Нов. сист. высш. раст., 10.

Биолого-почвенный институт
Дальневосточного
научного центра АН СССР,
Владивосток.

Получено 3 XI 1975.

УДК 581.9 (571.65)

А. Н. Полежаев, А. П. Хохряков,
А. Н. Беркутенко

К ФЛОРЕ БЕРИНГОВСКОГО РАЙОНА МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ

A. N. POLEZHAEV, A. P. KHOKHRYAKOV, A. N. BERKUTENKO
ON THE FLORA OF THE DISTRICT BERINGOVSKIY OF THE MAGADAN REGION

Приводится список видов, собранных в Беринговском районе Чукотского национального округа. Этот перечень позволяет внести изменения и уточнения в данные о распространении многих арктических растений. Один вид является новым для флоры Советской Арктики. Кратко сообщается о рельефе и характере растительности, где производились сборы.

Флора и растительность Беринговского района, расположенного на крайнем юго-востоке Чукотского национального округа, еще слабо изучены. Цель настоящей работы — в какой-то степени восполнить этот пробел.

В августе 1974 г. один из авторов этой статьи (А. Н. Полежаев) совершил маршрут вокруг Пекульнейского озера и собрал в его окрестностях гербарий, насчитывающий 195 видов. В июле 1975 г. им же пройден путь от пос. Мейныпильгино до долины Рытгыль, где и были произведены основные флористические сборы. Ниже дается краткая характеристика посещенных пунктов.

Пекульнейское озеро расположено в восточных отрогах Корякского нагорья. Северо-западные, северные и северо-восточные берега озера окружены невысокими горами — 400—500 м над ур. м. — с отдельными вершинами, достигающими высоты 700—800 м. Здесь широко распространены каменистые россыпи на перевалах, вершинах и крутых склонах гор на высотах более 200 м. Сомкнутый растительный покров в таких местах отсутствует, на обломках скальных пород селятся накипные лишайники. Ниже пояса каменистых россыпей лежит пояс каменистых осыпей с фрагментами мелкокустарничковых и лишайниковых тундр, в которых преобладают *Diapensia obovata*, *Rhododendron camtschaticum*, *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*. Постоянные туманы с моря, которые в летнее время окутывают вершины гор, создают благоприятные условия для произрастания здесь лишайников: виды *Cetraria*, *Cladonia*, *Stereocaulon*, *Alectoria* нередко образуют чистые покровы. На этой высоте период вегетации высших растений несколько смещен: в то время как на берегу озера растения уже плодоносят, здесь эти же виды еще цветут. У озера снежники-перелетки встречаются довольно редко, но чем выше в горы, тем их становится больше. По данным контрольно-наблюдательной станции, в пос. Мейныпильгино средняя температура самого теплого месяца (августа) 9.3°, однако в отдельные дни температура может подниматься до 20°.

На высотах 30—50 м каменистые осыпи сменяются мелкокустарничковыми пятнистыми и мелкокустарничково-лишайниковыми тундрами; в первых преобладают *Ledum decumbens*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *Loiseleuria procumbens*, в последних — *Rhododendron camtschaticum*, *Vaccinium uliginosum*, *Salix arctica*, *S. sphenophylla*, *S. reticulata*, *Hierochloë alpina*, *Polygonum ellipticum*. В защищенных местах склонов имеются небольшие участки зарослей ольховника. Растительность здесь подвержена влиянию интенсивного выпаса оленей, вследствие чего высота лишайников не превышает 1.0—1.5 см; заросли кустарниковых ив сильно разрежены. Многочисленные нарушения растительного покрова вызывают широко распространенные в этих тундрах роющие млекопитающие: суслик и черношапочный сурок. Их колонии четко выделяются на фоне мелкоку-

старничковой растительности пятнами высокотравья (диаметром 10—15 м) из *Chamaenerion angustifolium*, *Aconitum delphinifolium*, *Bromus sibiricus*, *Elymus interior*. На южных склонах, обычно по ручьям небольшие красочные участки образуют разнотравные тундровые луговины с *Geranium erianthum*, *Trollius membranostylis*, *Galium boreale*, *Valeriana capitata*, *Saxifraga nelsoniana*, *Parnassia kotzebuei*. В нижних частях склонов преобладают пятнистые осоково-пушицевые и осоково-пушицевые моховые кочкарные тундры, где доминируют *Eriophorum vaginatum*, *E. angustifolium*, *Carex lugens*, виды *Sphagnum*, *Polytrichum*, *Dicranum*. Незначительными участками в понижениях рельефа встречаются низинные осоково-пушицевые болота, в которых основными доминантами являются *Eriophorum medium* и *Carex rotundata*. На самом берегу озера на галечниковых косах имеются участки злаково-разнотравных лугов из *Calamagrostis langsdorffii*, *Elymus mollis*, *Chamaenerion latifolium*, *Artemisia borealis*. Долины нескольких впадающих в озеро речек в их нижнем течении заняты злаково-разнотравными ивняками. Кустарниковый ярус образуют *Salix glauca*, *S. krylovii*, *S. alaxensis*, в травяном покрове — *Alopecurus steinegeri*, *Astragalus frigidus*, *Thalictrum alpinum*. Юго-западные и юго-восточные берега озера пологие, высота их над уровнем моря не превышает 80—100 м. На юго-западном берегу преобладает мелкокустарничковая лишайниковая щебнистая тундра, на юго-восточном — кочкарная осоково-пушицевая с лишайниками пятнистая (суглинистая) тундра. Южный берег образует узкая галечниковая коса 1.5—2 км шириной, отделяющая Пекульнейское озеро от вод Берингова моря.

Долина Рытгыль расположена в 120 км на северо-запад от Пекульнейского озера и в 80 км к северу от побережья Берингова моря. Со всех сторон она окружена высокими горами. Высота их на северо-западе, севере и востоке нередко превышает 1000 м. На юге горы несколько ниже, до 800 м над ур. м., на юго-западе долина ограничена р. Хатыркой и среднегорьем с высотами 500—700 м. По долине протекают левый приток р. Хатырки — р. Рытгыльвээм — и несколько речек, впадающих в нее. Дно долины, изрезанное многочисленными руслами рек, лежит на высоте 200—400 м над ур. м. В понижениях рельефа находятся небольшие озера. В долине на возвышенных плоских элементах рельефа широко развиты щебнистые мелкокустарничковые тундры; кустарнички представлены следующими видами: *Diapensia obovata*, *Ledum decumbens*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Dryas punctata*, *Loiseleuria procumbens*, *Cassiope tetragona*; в понижениях рельефа и по нижним частям склонов распространены кочкарные осоково-пушицевые моховые и кочкарные осоково-пушицевые лишайниковые тундры с *Eriophorum vaginatum*, *Rubus chamaemorus*, *Carex lugens*, *C. rariflora*, *C. rotundata*, *Oxyccocus microcarpus*; на склонах и вершинах холмов в долине, а также выше по склонам окружающих долину гор находятся заросли кедрового и ольхового стлаников. На высоте 400 м над ур. м. их заросли сменяются горными мелкокустарничковыми и лишайниковыми тундрами (*Rhododendron camtschaticum*, *Dryas punctata*, *Diapensia obovata*, *Hierochloë alpina*). На высоте 600—700 м последние сменяются каменистыми россыпями.

Интересно отметить нахождение в долине лишайниковых тундр, развивающихся на песчано-галечниковом субстрате и представляющих собой почти чистые покровы из лишайников *Cladonia stellaris*, *C. arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cetraria cucullata*; они разбиты иногда трещинами на полигоны 20×20 м, ясно различимые с вертолета. В трещинах поселяются кустарнички.

Вдоль русел рек развиваются заросли кустарниковых ив *Salix glauca*, *S. krylovii*, *S. alaxensis*, *S. hastata*. В долине р. Рытгыльвээм отмечено небольшое количество деревьев тополя. Необходимо указать и на то, что кедровый стланик не продвигается дальше долины Рытгыль. Это показано А. П. Васьковским (1958, см. рисунок). Распространение зарослей кедрового стланика прослежено нами по склонам гор до р. Хатырки. Дальше к югу заросли его быстро изреживатся, и уже в 15—20 км можно встретить



Картосхема пунктов сбора растений (*1—7*).

Штриховой линией показана восточная граница распространения кедрового стланика (по Васьковскому, 1958).

только одиночные кусты. Так, в верхнем течении р. Кокуй, берущей начало с гор, ограничивающих долину с юга, заросли кедрового стланика и ольховника нередко достигают 2.0—2.5 м в высоту. При впадении р. Кокуй в р. Эльгинмываам встречено только несколько кустов высотой до 1.5 м. В нижнем течении рек Хатырки, Никепеляк и Хайидин кедровый стланик также отсутствует. Ольховник, постепенно мельчая и изреживаясь, заходит к побережью значительно дальше кедрового стланика, но на самом побережье нами не отмечен. В районе пос. Мейныпильгино он не доходит до побережья 20—25, в районе пос. Хатырка — 3—5 км.

Из интересных флористических находок необходимо отметить собранные на известняках по р. Кокуй *Cryptogramma stelleri*, *Salix rotundifolia*, а также *Oxytropis revoluta*, *Claytoniella vassillievii*, *Thlaspi kamtschaticum*, *Senecio jacuticus*. Впервые в советской Арктике найден *Astragalus polaris*. Это вид встречается в большом количестве по долинам всех перечисленных крупных рек, впадающих в Берингово море между р. Хатыркой и пос. Мейныпильгино.

Ниже приведен перечень 303 собранных видов.[1] Цифрами отмечены пункты сбора, показанные на картосхеме. Нами приняты следующие обозначения: *1* — окр. оз. Пекульнейского, *2* — окр. пос. Мейныпильгино, *3* — долина Рытгыль, *4* — р. Кокуй, *5* — р. Никепеляк, *6* — р. Островная, *7* — окр. пос. Хатырка (несколько видов из этого пункта были нам переданы В. С. Овсянниковым). Гербарий собранных видов хранится в Институте биологических проблем Севера Дальневосточного научного центра АН СССР.

[1] Выражаем благодарность Б. А. Юрцеву, просмотревшему гербарные сборы 1974 года и уточнившему ряд определений.

Вид	Пункты сбора
Cystopteris filix-fragilis (L.) Borbás	1, 4
Woodsia glabella R. Br.	4
W. ilvensis R. Br.	3, 5
Cryptogramma stelleri (S. G. Gmel.) Prantl	4
Botrychium lanceolatum Angstr.	4
Equisetum arvense L.	1, 3, 4
E. pratense Ehrh.	1
E. scirpoides Michx.	1, 5
E. variegatum Schleich.	1, 3
Lycopodium alpinum L.	1
L. appressum (Desv.) Petrov	1
L. lagopus (Laest.) Zinserl.	1
L. pungens La Pyl.	3, 4
Selaginella sibirica (Milde) Hieron.	3
Pinus pumila (Pall.) Regel	3
Triglochin palustris L.	3
Hierochloë alpina (Liljebl.) Roem. et Schult.	1, 4
Alopecurus alpinus Smith	6, 7
A. steinegeri Vasey	1, 3, 5
Arctagrostis arundinaceae (Trin.) Beal	6
Agrostis borealis Hartm.	4
Calamagrostis angustifolia Kom.	3
C. arctica Vasey	3
C. langsdorffii (Link) Trin.	1
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev.	3
Trisetum spicatum (L.) K. Richt.	3
Poa alpigena (Fries) Lindm. var. *vivipara* Hult.	1, 5
P. arctica R. Br.	5
P. glauca Vahl	1, 3
P. malacantha Kom.	1, 4
Arctophila fulva (Trin.) Anders.	1, 3
Phippsia algida (Soland.) R. Br.	3
Festuca altaica Trin.	1, 3
F. brachyphylla Schult.	1,3
F. vivipara (L.) Smith	5
Bromus sibiricus Drob.	3
Elymus interior Hult.	4
E. villosissimus Scribn.	1
Eriophorum angustifolium Roth	1,3
E. medium Anderss.	3
E. scheuchzeri Hoppe	1
E. vaginatum L.	1, 3
Trichophorum caespitosum (L.) Hartm.	3
Kobresia simpliciuscula (Wahlb.) Mackenz.	1
Carex angarae Steud.	6
C. appendiculata (Trautv.) Kük.	3
C. atrofusca Schkuhr	1
C. eleusinoides Turcz.	3
C. aff. *ensifolia* (Turcz. ex Gorodk.) V. Krecz.	1, 3
C. lugens H. T. Holm	3
C. melanocarpa Cham. ex Trautv.	3
C. membranaceae Hook.	1, 3, 4
C. misandra R. Br.	1, 3
C. podocarpa R. Br.	1, 3, 4
C. rariflora (Wahlb.) Smith	1, 3
C. aff. *rigidioides* (Gorodk.) V. Krecz.	1
C. rotundata Wahlb.	6
C. saxatilis L.	1, 3
C. stans Drej.	1
C. nesophila Th. Holm	1
C. tripartita All.	1
Juncus biglumis L.	3, 5
J. castaneus Smith	1, 3
J. leucochlamys Zing.	1
Luzula beringensis Tolm.	1
L. confusa Lindb.	3
L. melanocarpa (Michx.) Desv.	5
L. multiflora (Ehrh.) Desv.	1, 4
L. tundricola Gorodk. ex Vassil.	1, 6
L. unalaschkensis (Buch.) Satake	1, 4
Tofieldia coccinea Rich.	1, 4
T. pusilla (Michx.) Pers.	4
Veratrum oxysepalum Turcz.	1

(Продолжение)

Вид	Пункты сбора
Allium schoenoprasum L.	1, 3
Llojdia serotina (L.) Reichb.	4
Coeloglossum viride (L.) Hartm.	1
Populus suaveolens Fisch.	3
Salix alaxensis Cov.	1, 3
S. anadyrensis B. Floder	6
S. arctica Pall.	1, 3
S. chamissonis Anderss.	1
S. aff. *dshugdshurica* A. Skvorts.	3
S. fuscescens Anderss.	1, 5
S. glauca L.	3
S. hastata L.	6
S. krylovii E. Wolf	6
S. polaris Wahlb.	3
S. pulchra Cham.	3
S. reticulata L.	1, 4
S. rotundifolia Trautv.	4
S. saxatilis Turcz. ex Ledeb.	3
S. sphenophylla A. Skvorts.	1, 6
S. tschuktschorum A. Skvorts.	3
Betula exilis Sukacz.	1, 4
Alnaster kamtschatica (Rupr.) Ledeb.	1, 3
Koenigia islandica L.	5
Rumex arcticus Trautv.	3
Oxyria digyna (L.) Hill	1, 2, 3
Polygonum ellipticum Willd. ex Spreng.	1
P. laxmannii Lepech.	3
P. tripterocarpum A. Gray	1, 3
P. viviparum L.	1, 4
Claytonia acutifolia Pall. ex Willd.	1, 3
Claytoniella vassilievii (Kuzen.) Jurtz.	1
Stellaria ciliatosepala Trautv.	3
S. fischeriana Ser.	1
S. crassifolia Ehrh.	1, 3
Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht.	1, 6
C. beeringianum ssp. *bialynickii* (Tolm.) Tolm.	1
Sagina saginoides (L.) Dalla Torre	3, 5
Minuartia arctica (Stev.) Aschers. et Graebn.	3
M. biflora (L.) Schinz et Thell.	4
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.	1, 5 (форма с розовыми цветками)
M. obtusiloba (Rudb.) House	3
M. verna (L.) Hieron	4
Merckia physodes (DC.) Fisch. ex Cham.	1, 4
Silene acaulis L.	1
S. repens Patr.	3
S. stenophylla Ledeb.	1, 4
Gastrolychnis apetala (L.) Tolm. et Kozh.	3
Dianthus repens Willd.	3
Caltha arctica R. Br. ssp. *caespitosa* (Schipcz.) Khokhr.	1, 3
Trollius membranostylis Hult.	1, 4
Delphinium aff. *chamissonis* G. Pritz. ex Walp.	1, 4, 5
Aconitum delphinifolium DC.	1, 5
Anemone richardsonii Hook.	1, 3
A. sibirica L.	1, 2, 4
Beckwithia chamissonis (Schlecht.) Tolm.	1
Batrachium trichophyllum (Chaix) van den Bossche	2
Ranunculus borealis Trautv.	7
R. gmelinii DC.	3
R. lapponicus L.	3
R. monophyllus Ovcz.	5
R. nivalis L.	3
R. pygmaeus Wahlb.	1, 4, 5, 6
R. reptans L.	1
R. sulphureus Soland.	1, 6
Thalictrum alpinum L.	4, 6
Papaver aff. *polare* (Tolm.) Perf.	1, 4
Dicentra peregrina (Rud.) Makino	1, 3, 4
Corydalis arctica M. Pop.	4
Thlaspi kamtschaticum Karav.	1, 2, 4, 6
Cochlearia arctica Schlecht.	1

(Продолжение)

Вид	Пункты сбора
Barbarea orthoceras Ledeb.	1, 3, 7
Rorippa barbareifolia (DC.) Kitagawa	3
Cardamine bellidifolia L.	1, 6
C. microphylla Adams	1, 4
C. pratensis L. ssp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz	3, 4
Draba hirta L.	1, 3, 5
D. fladnizensis Wulf	4
D. juvenilis Kom.	1, 2, 4
D. kamtschatica (Ledeb.) N. Busch	1, 3, 4, 5
D. nivalis Liljebl.	3, 4
D. pilosa DC.	4
D. pseudopilosa Pohle	4
D. stenopetala Trautv.	2
Erysimum hieracifolium L.	4
E. pallasii (Pursh) Fernald	3
Arabis lyrata L. ssp. *kamtschatica* (Fisch.) Hult.	1, 4, 5
A. petraea Lam. ssp. *septentrionalis* (N. Busch) Tolm.	2
Parrya nudicaulis (L.) Regel	1, 4
Rhodiola rosea L.	1, 7
R. atropurpurea (Turcz.) Trautv. et Mey.	1
Saxifraga bracteata D. Don	1
S. caespitosa L.	4
S. cernua L.	4
S. firma Litv.	1, 3
S. foliolosa R. Br.	4, 6
S. grandipetala (Engl. et Irmsch.) Losinsk.	4
S. hieracifolia Waldst. et Kit.	1, 3
S. hirculus L.	1, 4
S. hyperboreus R. Br.	1
S. kruhsiana Fisch.	1
S. merckii Fisch.	1, 3, 4
S. nelsoniana D. Don	1, 7
S. nivalis L.	1,4
S. oppositifolia L.	4
S. porsildiana (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky	1
S. rivularis L.	3
S. serpyllifolia Pursh	3
Chrysosplenium alternifolium L.	1
C. tetrandrum (Lund) Th. Fries	4
Parnassia kotzebuei Cham. et Schlecht.	1, 3
Ribes triste Pall.	5
Spiraea stevenii (Schneid.) Rydb.	1, 3
Aruncus kamtschaticus (Maxim.) Rydb.	1, 4
Rubus arcticus L.	1, 3, 4
R. chamaemorus L.	1, 6
Comarum palustre L.	1, 3, 4
Potentilla arenosa (Turcz.) Juz.	2, 6
P. egedii Wormsk.	1
P. nivea L.	3
P. stipularis L.	3
P. uniflora Ledeb.	1, 4
Dasiphora fruticosa (L.) Rydb.	1, 3
Acomastylis rossii Greene	1, 4
Novosieversia glacialis (Adam) F. Bolle	1, 4
Dryas incisa Juz.	1
D. punctata Juz.	1, 3, 4
Sanguisorba officinalis L.	1, 3
Astragalus alpinus L.	1, 4, 6
A. frigidus (L.) Bunge	1
A. oroboides Hornem.	6
A. polaris Benth.	1, 4, 5, (опр. Б. А. Юрцев)
Oxytropis campestris s. l.	3, 6
O. maydelliana Trautv.	1
O. middendorfii Trautv. s. l.	2
O. revoluta Ledeb.	1, 5, 6
O. tschuktschorum Jurtz.	2, 3 5
O. vassilczenkoi Jurtz.	3, 5
Hedysarum arcticum B. Fedtsch.	1, 6
Lathyrus maritimus (L.) Bigel.	3, 6
Geranium erianthum DC.	1, 3, 7

Вид	Пункты сбора
Empetrum nigrum L.	1, 3
Viola biflora L.	2
V. repens Turcz.	3
Chamaenerion latifolium (L.) Th. Fries et Lange	1, 5
C. angustifolium (L.) Scop.	1
Epilobium anagallidifolium Lam.	3
Hippuris vulgaris L.	1, 6
Cnidium ajanense (Regel et Til.) Drude	1, 3, 4
Angelica gmelinii (DC.) M. Pimen.	1, 6
Chamaepericlymenum suecicum (L.) Graebn.	1
Pyrola incarnata (DC.) Fisch.	1
Ledum decumbens (Ait.) Small	1, 3
Rhododendron aureum Georgi	1, 3
R. camtschaticum Pall.	1, 3
R. parvifolium Adams	1, 2
Loiseleuria procumbens (L.) Desv.	1
Phyllodoce coerulea L.	1, 3, 6
Cassiope tetragona (L.) D. Don	1, 2
Andromeda polifolia L.	1, 3
Arctous alpina (L.) Niedz.	1, 3
Oxycoccus microcarpus Turcz.	3
Vaccinium uliginosum L.	1, 3
V. vitis-idaea L.	1, 3
Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai	1
Primula borealis Duby	1, 6
P. tschuktschorum Kjellm.	1, 2
Androsace bungeana Schischk.	2, 3, 5
A. ochotensis Willd.	4
A. septentrionalis L.	1, 3
Trientalis europaea L.	1, 3
Armeria arctica (Cham.) Wallr.	1, 3, 4
Gentiana algida Pall.	1
G. auriculata Pall.	1, 6
G. glauca Pall.	4
Lomatogonium carinthiacum (Wulf) A. Br.	1
Menyanthes trifoliata L.	2
Polemonium acutiflorum Willd.	1, 4—6
P. boreale Adams	5
Myosotis asiatica Schischk.	1, 7
Mertensia kamtschatica (Turcz.) DC.	1, 7
M. maritima (L.) S. Gray	6
Dracocephalum palmatum Steph.	3
Thymus extremus Klok.	3
Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge	4
Lagotis minor (Willd.) Standl.	1
Castilleja pavlovii Rebr.	1
Pedicularis capitata Adams	1, 6
P. labradorica Wirsing	1, 3
P. lanata Willd.	4
P. oederi Vahl	1, 7
P. sudetica Willd. s. l.	3
P. verticillata L.	1, 4
Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtch.	1, 4
Pinguicula villosa L.	3
Galium boreale L.	1, 3
Linnaea borealis L.	1
Valeriana capitata Pall.	1—3, 5
Campanula lasiocarpa Cham.	1, 3
Aster alpinus L.	3—5
A. sibiricus L.	1, 3, 4
Erigeron elongatus Ledeb.	4, 5
E. humilis J. Grah.	1, 5
E. komarovii Botsch.	1
E. koraginensis (Kom.) Botsch.	4, 5
Antênnaria friesiana (Trautv.) Ekman	1, 4
A. monocephala DC.	3
Dendranthema hultenii (A. et D. Löve) Tzvel.	1
Tanacetum boreale Pall.	1, 3, 5
Artemisia arctica Less.	1, 3
A. borealis Pall.	1
A. furcata Bieb.	1, 4

(*Продолжение*)

Вид	Пункты сбора
A. glomerata Ledeb.	3, 4
A. tilesii Ledeb.	1, 5
Nardosmia frigida (L.) Hook.	1, 3
N. glacialis Ledeb.	1
N. gmelinii Turcz.	1, 5
Arnica frigida C. A. Mey.	1, 4, 5, 6
Senecio atripurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.	1, 3, 6
S. campester (Retz.) DC. s. l.	5
S. frigidus Less.	1
S. jacuticus Schischk.	4
S. pseudoarnica Less.	1
S. subfrigidus Kom.	3
S. tundricola Tolm.	5
Saussurea nuda Ledeb.	1
S. pseudoangustifolia Lipsch.	3, 6
S. tilesii Ledeb.	1
Taraxacum arcticum (Trautv.) Dahlst.	3, 5
Taraxacum sp.	1
Crepis nana Richardson	3, 5
C. chrysantha (Ledeb.) Froel.	1, 4, 5

ЛИТЕРАТУРА

Васьковский А. П. (1958). Новые данные о границах распространения деревьев и кустарников-ценозообразователей на Крайнем Северо-Востоке СССР. Матер. по геол. и полезным ископаемым Северо-Востока СССР, 13.

Зональный НИИ сельского хозяйства
Северо-Востока,
Институт
биологических проблем Севера
ДВНЦ АН СССР,
г. Магадан.

Получено 12 XII 1975.

УДК 581.9 (571.661)

А. Е. Катенин

К ФЛОРЕ ОКРЕСТНОСТЕЙ ГОРЫ ЛЕДЯНОЙ (ЦЕНТРАЛЬНАЯ ЧАСТЬ КОРЯКСКОГО НАГОРЬЯ)

A. E. KATENIN. CONTRIBUTION TO THE FLORA OF THE VICINITY OF LEDIANAJA MOUNTAIN (THE CENTRAL PART OF THE KORYAK UPLAND

Приводится список сосудистых растений (102 вида), собранных А. Тыриным в центральной части Корякской горной страны и определенных автором. Дополнительные сведения, почерпнутые из литературных источников и в гербарии Ботанического института АН СССР, увеличивают список флоры окрестностей горы Ледяной до 169 видов.

До недавнего времени Корякское нагорье оставалось почти не затронутым флористическими и геоботаническими исследованиями. В 1962 г. А. Тырин, студент-геолог, участник экспедиции Научно-исследовательского института геологии Арктики, собрал сосудистые растения в центральной части Корякского нагорья. Коллекция была передана автору этой статьи и после определения поступила в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН). В ней удалось выявить 102 вида, список которых приводится ниже.

Большинство прежних исследований флоры этого района касалось только побережий. Это — сборы Н. Иокояма 1907 г. (Koidzumi, 1911), небольшие коллекции Л. Старокадомского (1912 г.) с мысов Говен и Олюторский и В. Скобунова (1929 г.) из района зал. Корфа. Геоботаник

землеустроительной экспедиции Л. Н. Филиппова в 1952 г. прошла от устья р. Култушной (зал. Корфа) до ее верховий, а затем через перевалы — в долину р. Эничайваам, впадающую в Охотское море. Она собрала гербарий, в котором мною определено 77 видов.

В 1960 г. в зал. Корфа, в устье р. Култушной, работала группа ботаников БИНа. Ее участники, В. А. Гаврилюк и А. Е. Катенин, изучили конкретную флору района (330 видов) и посетили западный берег п-ова Говен. В том же году А. И. Толмачев и К. Д. Степанова посетили поселки Тиличики, Корф и Култушное для изучения флоры.

В 1960 г. в верховье р. Ачайваям, впадающей в Олюторский залив, были собраны коллекции растений зоологами Ф. Б. Чернявским (17 видов) и В. А. Нечаевым (185 видов). К сожалению, из этих коллекций в гербарии БИНа представлены лишь единичные образцы.

В 1965 г. в окрестностях поселков Тиличики, Апука, Ачайваям и Олюторка работала А. П. Соколовская. По ее сборам, насчитывающим 119 видов, опубликована статья (Соколовская, 1968).

В 1974 г. флористическое обследование ряда пунктов в Корякии провели сотрудники Биолого-почвенного института Дальневосточного научного центра АН СССР С. С. Харкевич и Т. Г. Буч. Они посетили также окрестности горы Ледяной, где собрали 79 видов сосудистых растений. Их материалы по флоре Корякского национального округа (свыше 500 видов) опубликованы в этом номере Ботанического журнала (Харкевич, Буч, 1976). В 1974 г. в районе северной оконечности Корякской горной страны флористические исследования были проведены участниками Полярной экспедиции БИНа Б. А. Юрцевым, А. К. Сытиным, С. А. Баландиным и Н. В. Груздевой. Ими изучена конкретная флора окрестностей пос. Беринговского (бухта Угольная), насчитывающая свыше 350 видов. В 1974 и 1975 гг. в северо-восточной части Корякской горной страны, относящейся к Чукотскому национальному округу (оз. Пекульнейское, бассейн р. Хатырки), гербаризировал геоботаник А. Н. Полежаев. На основании его сборов (свыше 300 видов), обработанных А. П. Хохряковым и А. Н. Беркутенко, опубликована статья (Полежаев и др., 1976).

Коротко охарактеризуем места сборов А. Тырина (1962): 1) высокая пойменная терраса в долине р. Умайолчиваям, открытое место, 13 VII; 2) увлажненная пойма ручья Южного, впадающего в р. Умайолчиваям, в районе перевала, 14 VII; 3) плоская вершина увала, высотой 650 м, к югу от оз. Гытгын, 14 VII; 4) пойменная терраса горного ручья, впадающего в р. Матыскен, открытое место, 2 IX; 5) отроги горы Ледяной. Отдельная вершина с абсолютной отметкой 1620 м, конец июля; 6) отроги горы Ледяной. Северный склон к ручью, в районе развития фирна, 18 IX; 7) долина р. Ачайваям в ее верховье. Заболоченная терраса по ее левому берегу. Сильно увлажненное место, 29 VII.

Определения некоторых растений из коллекции Тырина были проверены систематиками БИНа: злаки — Н. Н. Цвелевым, осоки — Т. В. Егоровой; считаю своим долгом выразить им признательность.

Семейства в списке размещены в соответствии с системой Энглера, а виды в пределах семейств — по алфавиту. В списке после названия вида цифрами указаны места сбора, согласно приведенному выше перечню местообитаний.

Вид	Пункты сбора
Equisetum scirpoides Michx.	7
E. variegatum Schleich.	6
Lycopodium annotinum L.	6
Pinus pumila (Pall.) Regel	4
Calamagrostis angustifolia Kom.	7
C. arctica Vasey	3
C. langsdorffii (Link) Trin.	4, 7
Festuca altaica Trin.	1
Hierochloë alpina (Liljebl.) Roem. et Schult.	3
Poa malacantha Kom.	3, 5, 6
P. pratensis L.	1

Вид	Пункты сбора
Carex lugens H. T. Holm	7
C. membranacea Hook.	2, 4
C. podocarpa R. Br.	2
C. sozavaeana Gorodk.	7
Eriophorum russeolum Fries	2
E. vaginatum L.	7
Juncus beringensis Buchenau	2
Allium schoenoprasum L.	1, 2
Tofieldia coccinea Rich.	3
Salix alaxensis Coville	4
S. arctica Pall.	1, 3
S. berberifolia Pall. ssp. *kamtschatica* A. Skvorts.	3, 5
S. chamissonis Anderss.	1, 2, 4
S. fuscescens Anderss.	7
S. krylovii E. Wolf	1, 7
S. phlebophylla Anderss.	5, 6
S. pulchra Cham.	7
S. polaris Wahl.	5
S. reticulata L.	1—4
S. saxatilis Turcz.	1
S. sphenophylla A. Skvorts.	3
Alnus kamtschatica (Regel) Kom.	4
Betula exilis Sukacz.	7
B. middendorfii Trautv. et Mey.	7
Oxyria digyna (L.) Hill	2
Polygonum bistorta L. ssp. *ellipticum* (Willd.) Petrovsky	2, 3
P. tripterocarpum A. Gray	1
P. viviparum L.	2, 4, 7
Rumex acetosa L.	1
Claytonia acutifolia Pall. ex Schult.	3
Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht.	2
Minuartia arctica (Stev.) Aschers. et Graebn.	3
Silene acaulis (L.) Jacq.	3
S. stenophylla Ledeb.	7
Stellaria edwardsii R. Br.	5
Aconitum delphinifolium DC. ssp. *anadyrense* Worosch.	1
Ranunculus sulphureus Soland.	2
Dicentra peregrina (J. Rudolph) Makino	3
Parrya nudicaulis (L.) Regel	3
Drosera rotundifolia L.	2
Rhodiola rosea L.	1, 2
Saxifraga funstonii (Small) Fedde	2, 5, 6
S. hirculus L.	7
S. merckii Fisch.	5
S. nelsoniana D. Don	2
S. serpyllifolia Pursh	5
Parnassia palustris L.	7
Acomastylis rossii (R. Br.) Greene	1, 3
Aruncus kamtschaticus Rydb.	3
Dasiphora fruticosa (L.) Rydb.	1, 2, 7
Dryas punctata Juz.	1, 2, 5, 6
Neosieversia glacialis (Adam) F. Bolle	3
Potentilla gelida C. A. Mey.	1
P. uniflora Ledeb.	3
Rubus arcticus L.	1, 7
R. chamaemorus L.	2, 7
Sorbus anadyrensis Kom.	7
Spiraea stevenii Rydb.	4
Hedysarum obscurum L. s. l.	1, 3
Oxytropis revoluta Ledeb.	3
O. tschuktschorum Jurtz.	3
Empetrum nigrum L.	2, 4, 7
Viola repens Turcz.	2
Chamaenerion angustifolium (L.) Scop.	1
C. latifolium (L.) Th. Fries et Lange	4
Cnidium ajanense (Regel et Til.) Drude	1, 7
Pyrola minor L.	1
Andromeda polifolia L.	7
Arctous alpina (L.) Niedenzu	1
Cassiope tetragona (L.) D. Don	3
Ledum decumbens (Ait.) Small	1, 6, 7

Вид	Пункты сбора
Loiseleuria procumbens (L.) Desv.	1, 3
Rhododendron aureum Georgi	2, 3, 4
Rh. camtschaticum Pall.	3
Rh. parviflorum Adam	2
Phyllodoce coerulea (L.) Bab.	2
Vaccinium uliginosum L.	1, 2, 4
V. vitis-idaea L.	1, 3, 7
Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai	3
Primula cuneifolia Ledeb.	2, 5
Polemonium acutiflorum Willd.	7
Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge	1
Lagotis minor (Willd.) Standl.	2, 3
Pedicularis capitata Adam	1
P. labradorica Wirsing	1
P. oederi Vahl	2
P. lanata Cham. et Schlecht. (*P. willdenowii* Vved.)	2, 3
Galium boreale L.	4
Artemisia arctica Less.	3
A. glomerata Ledeb.	5
Nardosmia frigida (L.) Hook.	2, 3, 7

Из 17 видов растений, собранных Ф. Б. Чернявским в июле 1960 г. в верховьях р. Ачайваям, 9 видов отсутствуют в сборах Тырина, это: *Anemone sibirica* L., *Astragalus umbellatus* Bunge, *Valeriana capitata* Pall., *Mertensia kamtschatica* (Turcz.) DC., *Arnica frigida* C. A. Mey., *Senecio tundricola* Tolm., *Leymus interior* (Hult.) Tzvel., *Poa alpigena* (Fries) Lindm., *Trisetum spicatum* (L.) Richt.

Из 185 видов, собранных Нечаевым в июне—сентябре 1960 г. в верхнем течении р. Ачайваям, в гербарии БИНа представлены только 2 вида, причем оба они были собраны из этого района Тыриным. Поскольку я лишен возможности познакомиться со всей коллекцией Нечаева, считаю неуместным делать какие-либо сравнения с его списком.

Из 79 видов, приведенных Харкевичем и Буч для перевала в верховьях рек Укэлаят и Ачайваям у подножия горы Ледяной, только 19 видов есть в нашем списке и 2 вида — в списке Чернявского. Таким образом, эта коллекция прибавляет к нашему списку еще 58 видов: *Equisetum pratense* Ehrh., *Selaginella sibirica* (Milde) Hieron., *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb., *Calamagrostis lapponica* (Wahl.) Hartm., *Festuca auriculata* Drob., *Phippsia algida* (Soland.) R. Br., *Poa arctica* R. Br., *P. glauca* Vahl, *Bromus arcticus* Shear, *Carex rupestris* Bell. ex All., *Arenaria capillaris* Poir., *Dianthus repens* Willd., *Gastrolychnis affinis* (Vahl) Tolm. et Kozh., *Minuartia biflora* (L.) Schinz et Thell., *M. macrocarpa* (Pursh) Ostenf., *M. rubella* (Wahl.) Hiern., *M. verna* (L.) Hiern., *Stellaria crassifolia* Ehrh., *S. fischeriana* Ser., *S. umbellata* Turcz. ex Kar. et Kir., *Ranunculus pygmaeus* Wahl., *Thalictrum alpinum* L., *Arabis lyrata* L. ssp. *kamtschatica*(Fisch.) Hult., *Draba nivalis* Liljebl., *Ermania parryoides* Cham. ex Botsch., *Saxifraga hyperborea* R. Br., *S. kruhsiana* Fisch. ex Ser., *S. spinulosa* Adam, *Parnassia kotzebuei* Cham. et Schlecht., *Dryas grandis* Juz., *Potentilla* cf. *crantzii* (Crantz) Beck ex Fritsch, *P. hyparctica* Malte, *P. nivea* L., *Oxytropis ajanensis* (Regel et Til.) Bunge, *O. middendorfii* Trautv. s. l., *O. vassilczenkoi* Jurtz., *Pyrola incarnata* Fisch. ex DC., *Ramischia secunda* (L.) Garcke, *Gentiana glauca* Pall., *Lomatogonium carinthiacum* (Wulf) A. Br., *Polemonium boreale* Adam, *Myosotis suaveolens* Waldst. et Kit., *Dracocephalum palmatum* Steph. ex Willd., *Boschniakia rossica* (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch., *Linnaea borealis* L., *Campanula lasiocarpa* Cham., *Antennaria monocephala* DC., *Arnica iljinii* (Maguire) Iljin, *Artemisia borealis* Pall., *A. furcata* Bieb., *A. tilesii* Ledeb., *Crepis chrysantha* (Ledeb.) Turcz., *Erigeron elongatus* Ledeb., *E. eriocephalus* J. Vahl, *E. humilis* J. Grah., *Leontopodium kurilense* Takeda, *Saussurea tilesii* Ledeb., *Taraxacum kamtschaticum* Dahlst. s. l.

В итоге, с учетом сборов Чернявского, и особенно Харкевича и Буч, флора района окрестностей горы Ледяной насчитывает в настоящее время 169 видов. Нужно учесть, что это далеко не полный список флоры центральной части Корякского нагорья, поскольку в нем не могли быть учтены виды, собранные Нечаевым и отсутствующие в списках Тырина, Чернявского, Харкевича и Буч и Полежаева.

ЛИТЕРАТУРА

Полежаев А. Н., А. П. Хохряков, А. Н. Беркутенко. (1976). К флоре Беринговского района Магаданской области. Бот. ж., 61, 8. — Соколовская А. П. (1968). Кариологическое исследование флоры Коряцкой земли. Бот. ж., 53, 1. — Харкевич С. С., Т. Г. Буч. (1976). Сосудистые растения Северной Корякии. Бот. ж., 61, 8. — Koidzumi G. (1911). Plantae Siphonogamae a N. Yokoyama anno 1907 in Alaska arctica, Tschuktschore et Kamtschatka collectae. Bot. Magazine, 25, 297.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 IV 1976.

УДК 581.824.1 : 582.47 : 551.782.2 (491.1)

Н. И. Блохина

ДРЕВЕСИНЫ ХВОЙНЫХ ИЗ ПЛИОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ТЬЁРНЕСА (ИСЛАНДИЯ)

N. I. BLOCHINA. CONIFEROUS WOODS FROM THE PLIOCENE DEPOSITS OF TJÖRNES (ICELAND)

Описываются 9 видов хвойных, установленных по древесным остаткам из плиоценовых отложений Тьёрнеса (северная Исландия). Исследованные древесины происходят из зон Tapes и Mactra тьёрнесских слоев (основание разреза), состоящих в основном из мелководных морских осадков, чередующихся с многочисленными тонкими прослойками лигнитов и озерных отложений. Установлены следующие виды: *Podocarpoxylon?* sp. 1, *Podocarpoxylon?* sp. 2, *Podocarpoxylon?* sp. 3, *Cedroxylon affine*, *Larix occidentalis*, *Larix* sp. (*L.* cf. *kurilensis*), *Piceoxylon benstedii*, *P.* cf. *scleromedullosum*, *Pinuxylon* cf. *nathorstii* — представители семейств *Pinaceae*, и, возможно, *Podocarpaceae*. Эта древесная флора значительно отличается по составу от современной флоры Исландии. Остатки древесин указывают на умеренный климат и довольно богатую лесную растительность, произраставшую в Исландии в третичное время.

Древесины хвойных, описанные в данной статье, происходят из плиоценовых отложений полуострова Тьёрнес (Tjörnes), расположенного на севере Исландии. Коллекцию ископаемых древесин (сборы Ю. Б. Гладенкова, 1972) любезно предоставил мне для исследования М. А. Ахметьев. Коллекция состоит из 19 образцов окаменелых древесин разных размеров и сохранности, от плотных темно-серых, слегка пиритизированных до сравнительно мягких, желтоватых. Остатки древесин собраны из трех обнажений. К сожалению, древесины из одного обнажения вследствие очень плохой сохранности материала оказались совершенно непригодными для определения.

Несмотря на многочисленные исследования, геология п-ва Тьёрнес, как и всей Исландии, изучена еще слабо. До сих пор существует ряд спорных вопросов по истории развития Исландии, ее образованию, по происхождению исландской флоры. В частности, имеется гипотеза о наличии в третичное время сухопутного моста между Европой и Северной Америкой, проходившего через Исландию. Недостаточно изучена и ископаемая флора

этой страны, в том числе древесины. Некоторые древесины описаны Шёнфельдом (Schönfeld, 1956). Отдельные виды третичных древесин из Исландии упоминаются в исследованиях, посвященных арктическим флорам, но монографической работы по древесинам этого района нет. В данной статье приводятся некоторые новые сведения о растительности Исландии в третичное время.

Сведения о геологии и стратиграфии района заимствованы из работы Эйнерсона и др. (Einarsson et al., 1967).

На п-ове Тьёрнес хорошо выражен разрез плиоценовых и плейстоценовых осадочных пород, перемежающихся с потоками базальтовой лавы и вверху с тиллитовыми слоями, регистрирующими 10 ледниковых периодов. В течение плиоцена и плейстоцена на самом Тьёрнесе не было активных вулканов. Однако лавы, поднимавшиеся из отверстий и трещин близлежащего грабена, у северо-западного края которого находится Тьёрнес, временами вторгались на полуостров, вследствие чего они оказались включенными в верхнеплиоценовый-плейстоценовый разрез.

Исследованные древесины происходят из зон Tapes и Mactra тьёрнесских слоев (основание разреза) и имеют плиоценовый, а по данным Ахметьева (устное сообщение), возможно, даже позднеплиоценовый возраст. Эти зоны состоят в основном из мелководных морских осадков, чередующихся с многочисленными тонкими прослойками лигнитов и озерных отложений. Это в основном туфопесчаники, туфоалевролиты и углефицированные туфогенно-осадочные породы.

ОПИСАНИЕ МАТЕРИАЛА

Podocarpoxylon? sp. 1

М а т е р и а л. Обр. № 2—3/1. Темно-серый, слабо пиритизированный, не очень плотный кусок древесины размером 10×6×5 см.

О п и с а н и е. Годичные слои выражены отчетливо. Древесина состоит из трахеид и лучевой паренхимы.

Трахеиды ранней древесины некрупные, округло-четырехугольные, толстостенные, широкопросветные. Поры радиальных стенок трахеид однорядные, округлые, занимающие $^1/_3$ стенки трахеиды, свободные, местами соприкасающиеся. Отверстия пор включенные, округлые и овальные, последние слегка наклоненные. У пор с округлым отверстием местами виден круглый торус. Имеются трабекулы.

Годичные слои узкие, состоящие в основном из ранней древесины. Поздняя представлена не более чем 10—15 слоями трахеид, уплощенных радиально, толстостенных, с почти щелевидными полостями. Переход от ранней древесины к поздней не всегда четко улавливается. Межклетники выражены местами.

Лучи однорядные, высотой до 7 слоев клеток. Лучевые клетки округлые, гладкостенные. На полях перекреста по 4 небольшие купрессоидные поры, расположенные в одном горизонтальном ряду и соприкасающиеся между собой.

О б о с н о в а н и е о п р е д е л е н и я. Сочетание таких признаков строения древесины, как гладкие стенки лучевых клеток, отсутствие смоляных ходов и древесной паренхимы наряду с однорядной поровостью радиальных стенок трахеид, однорядными лучами и небольшими купрессоидными порами на полях перекреста, расположенными в одном горизонтальном ряду, дает основание считать, что изученная древесина скорее всего принадлежит к роду *Podocarpoxylon* Gothan. Дать более точное определение нельзя, поскольку ни с одним из установленных видов этого рода данная древесина неотождествима, а отсутствие каких-либо ярко выраженных признаков не позволяет выделить ее в новый вид.

Местонахождение. Исландия, Тьёрнес, долина р. Калдаквисл (Kaldakvisl); обнажение № 2, слой 2; плиоцен, основание зоны Tapes.

Podocarpoxylon? sp. 2

Материал. Обр. №№ 2—3/3 и 2—3/4. Не очень плотные, темно-серые, слабо пиритизированные куски древесины размером 8×4×3 и 8×6×4 см соответственно.

Описание. Годичные слои выражены отчетливо. Древесина состоит из трахеид и лучевой паренхимы.

Трахеиды ранней древесины крупные, четырех- и многоугольные, часто толстостенные, но крупнополостные. Однорядные поры радиальных стенок трахеид свободные и соприкасающиеся. Первые — округлые, с округлым включенным отверстием (см. рисунок, *1*), последние — овальные, местами слегка уплощенные (обр. № 2—3/3), с включенным горизонтально вытянутым отверстием (см. рисунок, *2*). Двурядные поры встречаются очень редко, они супротивные, округлые и овальные, с включенными горизонтально вытянутыми отверстиями (см. рисунок, *3*). Торус выражен местами.

Годичные слои широкие, состоящие в основном из ранней древесины, хотя по количеству слоев трахеид она значительно уступает поздней, на которую приходится около 30 слоев. Трахеиды поздней древесины небольшие, уплощенные радиально, толстостенные, с почти щелевидными полостями. Переход от ранней древесины к поздней резкий (обр. № 2—3/4). Межклетники выражены отчетливо.

Лучи многочисленные, однорядные, высотой 4—25 слоев клеток. Лучевые клетки округлые и овальные, вытянутые вертикально, иногда горизонтально (обр. № 2—3/3), гладкостенные. На полях перекреста по 2 купрессоидные поры в горизонтальном ряду, часто соприкасающиеся между собой (см. рисунок, *17*).

Обоснование определения. Все сказанное для обоснования определения вида *Podocarpoxylon*? sp. 1 в равной степени относится и к данной древесине. Но она отличается от вышеописанного вида количеством пор на полях перекреста, высотой лучей, наличием иногда двурядных супротивных пор на радиальных стенках трахеид и отсутствием трабекул. Поэтому мы определяем описанную древесину как *Podocarpoxylon*? sp. 2.

Местонахождение. Исландия, Тьёрнес, долина р. Калдаквисл; обнажение № 2, слой 2; плиоцен, основание зоны Tapes.

Podocarpoxylon? sp. 3

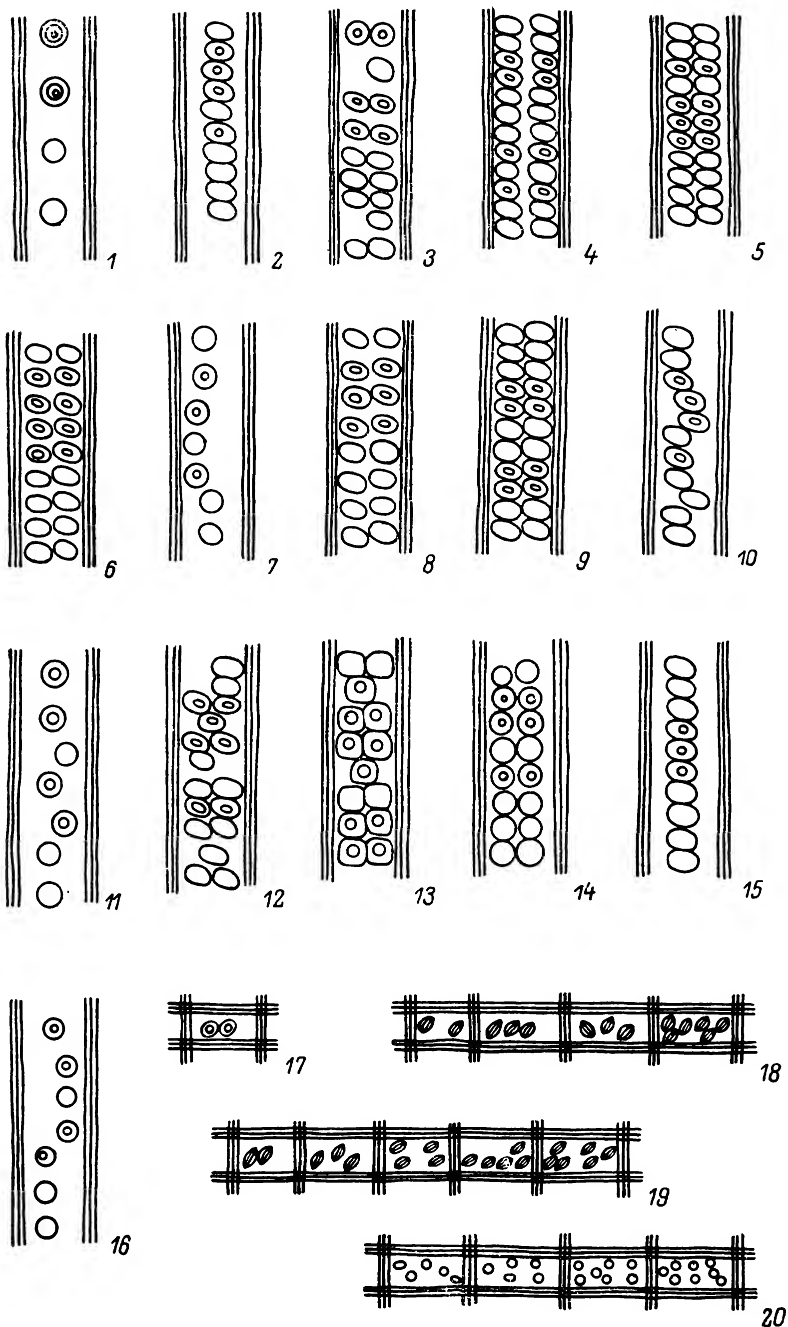
Материал. Обр. №№ 2—3/2 и 2—3/12. Два обломка древесины слабо пиритизированных, не очень плотных, темно-серых, размером 14×6×4 и 5×2×2 см.

Описание. Годичные слои выражены довольно отчетливо (обр. № 2—3/2). Древесина состоит из трахеид и лучевой паренхимы.

Трахеиды ранней древесины округло-квадратные и радиально вытянутые, прямоугольные, крупнополостные, относительно толстостенные. Однорядные поры радиальных стенок трахеид в основном свободные, округлые, занимающие $^1/_3$ стенки трахеиды, с включенными оруглыми отверстиями. Иногда встречаются овальные, соприкасающиеся поры с округлым или горизонтально вытянутым отверстием. Местами виден торус. Двурядные поры супротивные, округлые, с крассулами (обр. № 2—3/2).

Годичные слои широкие, преобладает ранняя древесина. Поздняя сильно разрушена, и нет возможности установить ее строение и характер перехода от ранней древесины к поздней. Межклетники выражены местами.

Лучи довольно многочисленные, однорядные, высотой 4—27 слоев клеток. Лучевые клетки овальные, вертикально вытянутые и округло-



Поровость радиальных стенок трахеид (*1—16*) и полей перекреста (*17—20*) древес из плиоцена Тьёрнеса (Исландия).

1—3 — *Podocarpoxylon*? sp. 2; *4—7* — *Pinuxylon* cf. *nathorstii* Conwentz; *8—11* — *Larix* sp. (*L.* cf. *rilensis* Mayr); *12—16* — *Larix occidentalis* Nuttal; *17* — *Podocarpoxylon*? sp. 2; *18* — *Pinuxylon nathorsti* Conwentz; *19* — *Larix* sp. (*L.* cf. *kurilensis* Mayr); *20* — *Larix occidentalis* Nuttal.

квадратные, гладкостенные. На полях перекреста по 2—4 мелкие купрессоидные поры.

Обоснование определения. Сказанное при обосновании определения видов *Podocarpoxylon*? sp. 1 и *Podocarpoxylon*? sp. 2 в равной степени относится и к настоящей древесине. Однако от первого вида данная древесина отличается строением полей перекреста, высотой лучей, наличием двурядных пор с крассулами на радиальных стенках трахеид и отсутствием трабекул; от второго — также строением полей перекреста, наличием крассул и более обильной радиальной поровостью стенок трахеид. Поэтому мы определяем изученную древесину как *Podocarpoxylon*? sp. 3.

Местонахождение. Исландия, Тьёрнес, долина р. Калдаквисл; обнажение № 2, слой 2; плиоцен, основание зоны Tapes.

Cedroxylon affine Kraus

1886. *Cedroxylon affine*, Kraus. Beiträge Zur Kenntniss fossiler Hölzer. Abh. Naturf. Ges. Halle, Bd. 16, Hf. 1, S. 81.

1949. *Cedroxylon affine*, Kräusel. Die fossilen Koniferen-Hölzer, Tl. II. Palaeontographica, Bd. 89, Abt. B., S. 159.

Материал. Обр. №№ 2—3/5 и 2—3/7. Два темно-серых, слабо пиритизированных обломка древесины, не очень плотных, размером 5×4.5×6 и 4×3×6 см.

Описание. Годичные слои выражены отчетливо. Древесина состоит из трахеид, лучевых трахеид и лучевой паренхимы.

Трахеиды ранней древесины довольно крупные, оругло-квадратные и радиально вытянутые прямоугольные, тонкостенные, крупнополостные. Однорядные поры радиальных стенок трахеид свободные и соприкасающиеся, округлые и овальные, с довольно крупными включенными округлыми и горизонтально вытянутыми отверстиями соответственно. Двурядные поры наблюдаются значительно реже. Они супротивные, округлые и слегка овальные, иногда с крассулами (обр. № 2—3/7). Местами виден округлый торус.

Годичные слои широкие, состоящие в основном из трахеид ранней древесины. Поздняя занимает $^1/_3$—$^1/_2$ годичного слоя, т. е. 20—30 слоев трахеид, уплощенных радиально, толстостенных, с почти щелевидными полостями. Переход от ранней древесины к поздней резкий. Межклетники выражены местами (обр. № 2—3/5).

Лучи многочисленные, однорядные, высотой 5—24 слоев клеток. Лучевые клетки тонкостенные, округлые и округло-прямоугольные, вытянутые вертикально, реже горизонтально. Краевые клетки луча округлотреугольные. Стенки лучевых клеток сильно пористые, на тангентальных стенках с ситовидной поровостью. Лучевые трахеиды краевые, с гладкими или слегка волнистыми стенками (обр. № 2—3/5). На полях перекреста по 2—3 сравнительно мелких поры в одном горизонтальном ряду (обр. № 2—3/5).

Обоснование определения. Сильно пористые стенки лучевых клеток, 2—3 небольшие поры в горизонтальном ряду на полях перекреста, наличие гладкостенных лучевых трахеид при отсутствии нормальных смоляных ходов и древесной паренхимы позволяют отнести описанную древесину к роду *Cedroxylon* Kraus. По определителю Крейзеля (Kräusel, 1949) изученную древесину можно отождествить с видом *Cedroxylon affine* Kraus, на что указывают характер поровости полей перекреста, наличие наряду с однорядной двурядной поровости радиальных стенок трахеид и лишенные пор тангентальные стенки трахеид.

Местонахождение. Исландия, Тьёрнес, долина р. Калдаквисл; обнажение № 2, слой 2; плиоцен, основание зоны Tapes.

Larix occidentalis Nuttal

Материал. Обр. №№ 2—2/1, 2—2/2 и 2—2/3. Три обломка древесины темно-серого цвета, довольно плотных и слегка пиритизированных, размером 4×6×6, 8×2×8 и 9×4×6 см.

Описание. Годичные кольца выражены отчетливо. Древесина состоит из трахеид, лучевых трахеид, лучевой паренхимы и клеток эпителия смоляных ходов.

Трахеиды ранней древесины крупные, широкопросветные, четырех- и многоугольные, толстостенные. Однорядные поры радиальных стенок трахеид свободные и соприкасающиеся, округлые, с включенными круглыми отверстиями (см. рисунок, *15*, *16*). У обр. № 2—2/2 местами наблюдаются овальные поры с включенными горизонтально вытянутыми отверстиями. Двурядные поры супротивные, округлые и округло-квадратные, с круглыми включенными отверстиями и с крассулами (см. рисунок, *13*, *14*). У обр. № 2—2/1 встречаются и овальные двурядные поры (рисунок, *12*). Местами виден округлый торус (обр. №№ 2—2/1, 2—2/2). Иногда на тангентальных стенках трахеид встречаются мелкие округлые окаймленные поры, однорядные или беспорядочно разбросанные (обр. № 2—2/3), местами наблюдается спиральная штриховатость (обр. №№ 2—2/1, 2—2/2), вероятно, результат фоссилизации.

Годичные слои узкие, границы между ними резкие и ровные благодаря отчетливо выраженной поздней древесине, занимающей $^1/_5$—$^1/_2$ годичного слоя, что составляет 2—6 слоев трахеид, сильно уплощенных радиально, толстостенных, с почти щелевидными полостями. Переход от ранней древесины к поздней резкий. Межклетники не выражены. В поздней древесине встречаются нормальные вертикальные смоляные ходы с 7—9 толстостенными клетками эпителия, часто разрушенными. Ходы одиночные или соединены по два вдоль годичного слоя.

Лучи многочисленные, однорядные, местами 1—2 слоя двурядных (обр. № 2—2/1). Высота лучей 2—30 слоев клеток. Лучевые клетки округло-прямоугольные, вертикально вытянутые, толстостенные. Краевые клетки округло-треугольные. Стенки клеток луча сильно пористые, на тангентальном срезе с ситовидной поровостью. В лучах имеются нормальные горизонтальные смоляные ходы с 7—8 толстостенными клетками эпителия. Ходы располагаются обычно в конце веретеновидного луча с однорядными окончаниями: короткое окончание из 2—4 клеток, длинное — из 8—12 клеток. Сверху и снизу смоляного хода по одному двурядному слою лучевых клеток. Лучевые трахеиды с тонкими гладкими или слабо волнистыми стенками. На полях перекреста по 2—8 мелких таксодиоидных пор с очень узким окаймлением (см. рисунок, *20*).

Обоснование определения. Наличие нормальных вертикальных и горизонтальных смоляных ходов с толстостенным эпителием, их строение и количество клеток эпителия, сильно пористые стенки лучевых клеток, а также тип поровости полей перекреста дают основание отнести описанную древесину к роду *Larix*. Гладкостенные лучевые трахеиды и смоляные ходы, приближенные к концу высоких лучей, имеющиеся у данной древесины, встречаются также у некоторых представителей рода *Larix*. Исследованная древесина имеет много общего в строении стенок трахеид, лучей, смоляных ходов с видом *Larix potanini* Batal., но последний отличается присутствием древесной паренхимы и обычно четырьмя порами на полях перекреста. Характер поровости стенок трахеид и полей перекреста, строение смоляных ходов и лучей, высота лучей позволяют определить изученную древесину как *Larix occidentalis* Nuttal. Правда, Е. В. Будкевич (1961) пишет, что у этого вида имеется иногда древесная паренхима, но она очень скудная и располагается вблизи смоляных ходов.

Местонахождение. Исландия, Тьёрнес; обнажение № 7, слой 5; плиоцен, подошва зоны Mactra.

Larix sp. (*L.* cf. *kurilensis* Mayr)

Табл. I, *1—9* (см. вклейку)

Материал. Обр. № 2—3/11. Кусок древесины размером 8×2×3 см, темно-серый, не очень плотный, слабо пиритизированный.

Описание. Годичные слои выражены отчетливо. Древесина состоит из трахеид, древесной паренхимы и клеток эпителия смоляных ходов.

Трахеиды ранней древесины крупные, квадратные и радиально вытянутые прямоугольные, широкопросветные, толстостенные. Однорядные поры радиальных стенок трахеид свободные и сомкнутые. Первые — округлые, с большим включенным круглым отверстием (см. рисунок, *11*). Последние встречаются реже, они овальные, чуть уплощенные, с крупным включенным горизонтально вытянутым отверстием (рисунок, *10*). Местами поры разбросаны по стенке трахеиды, а не собраны в правильный ряд. Двурядные поры менее обильны, они супротивные, округлые и овальные, с круглым и горизонтально вытянутым отверстием соответственно (см. рисунок, *8*, *9*), имеются крассулы.

Годичные слои узкие, состоящие почти целиком из ранней древесины. На позднюю приходится 1—2 слоя сильно уплощенных радиально трахеид, относительно толстостенных и с довольно крупными полостями. Переход от ранней древесины к поздней резкий. В поздней древесине имеются нормальные вертикальные смоляные ходы с 8 толстостенными клетками эпителия. Древесная паренхима с гладкими поперечными стенками, вертикальные стенки местами волнистые — результат разрушения древесины.

Лучи многочисленные, однорядные, с двурядными участками высотой в 1—4 слоя. У лучей со смоляными ходами встречаются и трехрядные слои. Высота лучей 4—26, иногда 40 слоев клеток. Лучевые клетки округло-прямоугольные, вертикально или горизонтально вытянутые, с толстыми пористыми стенками, на тангентальном срезе с ситовидной поровостью. На полях перекреста по 2—6 мелких таксодиоидных пор (см. рисунок, *19*). В лучах находятся нормальные горизонтальные смоляные ходы с 6—8 толстостенными клетками эпителия, иногда сильно разрушенными. В низких лучах ходы располагаются в центре, в высоких — приближены к концу. В этом случае однорядные окончания состоят: короткое из 4—5 слоев клеток, длинное — из 6—16 слоев клеток.

Обоснование определения. Присутствие нормальных вертикальных и горизонтальных смоляных ходов, их строение, количество толстостенных клеток эпителия, сильно пористые стенки лучей, а также характер поровости полей перекреста дают основание отнести исследованную древесину к роду *Larix*. Древесная паренхима и смоляные ходы, приближенные к концу высоких лучей, также имеются у ряда видов *Larix*. В некотором отношении данная древесина напоминает вид *Larix griffithi* Hook., но он отличается широкими годичными слоями с примерно равным количеством ранней и поздней древесины, мелкими окаймленными порами на радиальных стенках трахеид и иной поровостью полей перекреста. Преобладание ранней древесины, высота лучей, тип поровости полей перекреста и строение смоляных ходов указывают на близкое сходство исследованного образца с видом *L. kurilensis* Mayr. Однако этот вид характеризуется также наличием краевых лучевых трахеид, узелковыми поперечными стенками древесной паренхимы и тангентальной поровостью стенок трахеид. Отсутствие этих признаков у изученной древесины не дает право полностью отождествлять ее с *L. kurilensis*, правильнее будет определить данную древесину как *Larix* sp. (*L.* cf. *kurilensis* Mayr).

Местонахождение. Исландия, Тьёрнес, долина р. Калдаквисл; обнажение № 2, слой 2; плиоцен, основание зоны Tapes.

Piceoxylon benstedii (Stopes) Kräusel

Табл. II, *1—9* (см. вклейку)

1915. *Pityoxylon benstedii*, Stopes. Catalogue Mesozoic Plants in the British Museum. The Cretaceous Flora, Pt. II, p. 105.
1949. *Piceoxylon benstedii* (Stopes), Kräusel. Die fossilen Koniferen-Hölzer, Tl. II. Palaeontographica, Bd. 89, Abt. B, s. 150—151, 160—163.
1963. *Pityoxylon benstedii*, Seward. Fossil plants, v. IV, p. 225.
1968. *Piceoxylon* sp., Нащокин. Ископаемые древесины из меловых, третичных и четвертичных отложений Средней Сибири, стр. 116—117.

Материал. Обр. № 2—2/4. Довольно плотный, темно-серый, слегка пиритизированный обломок древесины размером 8×4×5 см.

Описание. Годичные слои выражены отчетливо. Древесина состоит из трахеид, лучевых трахеид, лучевой и древесной паренхимы и клеток эпителия смоляных ходов.

Трахеиды ранней древесины квадратные, радиально вытянутые прямоугольные и многоугольные, крупнополостные, сравнительно толстостенные. Однорядные поры радиальных стенок трахеид округлые, большей частью свободные. Двурядные поры супротивные, округлые. Местами встречаются звездчатые группы по 2—3 поры. Отверстия пор крупные, включенные. На тангентальных стенках трахеид иногда наблюдаются мелкие окаймленные круглые свободные поры. Древесная паренхима обильная, но, вероятно, травматическая. Поперечные стенки ее гладкие, а вертикальные — местами волнистые — результат разрушения древесины.

Годичные слои различной ширины. Переход от ранней древесины к поздней резкий. Поздняя древесина занимает не менее $^1/_2$ годичного слоя и состоит из небольших, почти квадратных или радиально уплощенных толстостенных трахеид с узкими полостями, обычно щелевидными. Межклетники не выражены. В поздней древесине или на границе годичных слоев имеются одиночные нормальные вертикальные смоляные ходы с 10—11 толстостенными клетками эпителия.

Лучи многочисленные, однорядные, с двурядными участками в 1—2 слоя, у лучей со смоляными ходами до 4 двурядных слоев. Срединные лучевые клетки различной формы и размеров даже в одном и том же луче. Краевые клетки округло-треугольные. Высота лучей 3—26 слоев клеток. Стенки лучевых клеток сильно пористые, на тангентальных стенках с ситовидной поровостью. Лучевые трахеиды краевые и внутренние с гладкими стенками. На полях перекреста по 5—8 мелких беспорядочно расположенных пиноидных пор. В лучах имеются нормальные горизонтальные смоляные ходы с 6—7 толстостенными клетками эпителия. В низких лучах ходы приурочены к центру лучей, в более высоких — к концу, в последнем случае однорядные окончания: короткое — из 2—4 клеток, длинное — из 5—14.

Обоснование определения. Для исследованной древесины характерно наличие признаков, присутствующих как у рода *Larix*, так и у рода *Picea*, но все же данная древесина ближе к *Larix*, так как отличается от этого рода лишь несколько бо́льшим количеством пор на полях перекреста и наличием обильной древесной паренхимы, по-видимому, травматического происхождения. Из современных видов *Larix* описанная древесина имеет некоторое сходство с *L. decidua* Mill., *L. leptolepis* Gord., *L. lyallii* Parl., *L. occidentalis* Nuttal, *L. potaninii* Batal. Но древесина этих видов имеет или более высокие лучи, или меньше пор на полях перекреста, или крассулы у двурядных пор, или третичные спиральные утолщения на стенках трахеид; это не позволяет отнести изученную древесину к какому-либо из них.

Толстостенные клетки эпителия смоляных ходов дают основание отнести описанную древесину к формальному роду *Piceoxylon* Gothan, объединяю-

щему ископаемые древесины с признаками современных родов *Picea*, *Larix* и *Pseudotsuga*. По ключу Крёйзеля (Kräusel, 1949), данная древесина ближе всего к виду *Piceoxylon benstedii* (Stopes) Kräusel, для которого характерны наличие гладкостенных лучевых трахеид и отсутствие спиральных утолщений и древесной паренхимы.

Местонахождение. Исландия, Тьёрнес; обнажение № 7, слой 5; плиоцен, подошва зоны Mactra.

Piceoxylon cf. *scleromedullosum* Shimakura

1937. *Piceoxylon scleromedullosum* Shimakura, Studies on fossil woods from Japan and adjacent lands. Contribution II. The Cretaceous woods from Japan, Saghalien and Manchouko. Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ. Sendai, Ser. 2 (Geol.), v. 19, № 1, p 28—30.

1949. *Piceoxylon scleromedullosum*, Kräusel, Die fossilen Koniferen-Hölzer, Tl. II. Palaeontographica, Bd. 89, Abt. B. s. 131, 160.

Материал. Обр. №№ 2—3/6 и 2—3/8. Два куска древесины темно-серые, не очень плотные, слабо пиритизированные, размером 3×5×4 и 2×5×3 см.

Описание. Из-за очень плохой сохранности нельзя охарактеризовать строение годичных слоев. Древесина состоит из трахеид, лучевой и древесной паренхимы и клеток эпителия смоляных ходов.

Однорядные поры радиальных стенок трахеид в основном свободные, округлые, с включенным круглым отверстием. Иногда поры соприкасаются. В этом случае они овальные, с включенным круглым или горизонтально вытянутым отверстием. Часто однорядные и двурядные поры чередуются на стенке трахеиды (обр. № 2—3/6). Местами заметен округлый торус. Древесная паренхима с гладкими поперечными стенками, но скудная и, возможно, травматическая (обр. № 2—3/6). На радиальном срезе видны вертикальные смоляные ходы.

Лучи многочисленные, однорядные, высотой 3—22, местами до 50 слоев клеток, узкие. Лучевые клетки округлые и округло-прямоугольные, вертикально вытянутые. Краевые клетки округло-треугольные. Стенки клеток лучей сильно пористые, на тангентальных стенках с ситовидной поровостью. На полях перекреста по 2—3 таксодиоидные поры, соприкасающиеся между собой и расположенные в одном горизонтальном ряду (обр. № 2—3/8). В лучах имеются нормальные горизонтальные смоляные ходы с 8—9 толстостенными, часто разрушенными клетками эпителия, располагающиеся в центре лучей. Лучи со смоляными ходами имеют двурядные участки в 2—3 слоя.

Обоснование определения. Наличие нормальных вертикальных и горизонтальных смоляных ходов с толстостенными клетками эпителия дает основание считать, что описанная древесина принадлежит к роду *Piceoxylon* Gothan. По ключу Крёйзеля (1949), изученная древесина ближе всего к виду *Piceoxylon scleromedullousum* Shimakura, с которым ее объединяют присутствие древесной паренхимы, хотя довольно скудной, и отсутствие лучевых трахеид. Однако я не считаю возможным полностью отождествлять исследованную древесину с этим видом, так как не видела его первоописания. Поэтому правильнее будет определить данную древесину только как *Piceoxylon* cf. *scleromedullosum* Shimakura.

Местонахождение. Исландия, Тьёрнес, долина р. Калдаквисл; обнажение № 2, слой 2; плиоцен, основание зоны Tapes.

Pinuxylon cf. *nathorstii* Conwentz

1890. *Pinus nathorstii*, Conwentz. Fossile Hölser Schwedens. Kgl. Svensk. Vetensk, Acad., Handl, XXIV p. 13.

1949. *Pinuxylon nathorstii*, Kräusel. Die fossilen Koniferen-Hölzer, Tl. II. Palaeontographica, Bd. 89, Abt. B., s. 163.

1963. *Pityoxylon nathorstii*, Seward. Fossil plants, v. IV, P. 228.

Материал. Обр. № 2—3/9. Темно-серый, слабо пиритизированный, не очень плотный обломок древесины размером 7.5×5×3 см.

Описание. Годичные слои выражены отчетливо. Древесина состоит из трахеид, лучевой паренхимы и клеток эпителия смоляных ходов.

Трахеиды ранней древесины крупные, широкопросветные, тонко- и толстостенные, многоугольные и радиально вытянутые прямоугольные. Однорядные поры радиальных стенок трахеид округлые (см. рисунок, *7*), иногда овальные, свободные и соприкасающиеся, с оруглыми включенными отверстиями. Двурядные поры встречаются значительно реже, они супротивные, округлые и овальные, с крассулами (см. рисунок, *4—6*).

Годичные слои различной ширины, состоят преимущественно из ранней древесины. Поздняя занимает около $^1/_3$ годичного слоя (13—30 слоев трахеид). Переход от ранней древесины к поздней не очень резкий. Трахеиды поздней древесины толстостенные, радиально уплощенные, с почти щелевидными полостями. Межклетники выражены местами. В поздней древесине встречаются нормальные вертикальные смоляные ходы с 7—8 тонкостенными клетками эпителия, иногда совсем разрушенными. Ходы преимущественно одиночные, местами соединены по 2.

Лучи многочисленные, однорядные, у лучей со смоляными ходами 1—2 двурядных слоя. Высота лучей 3—20 слоев клеток. Лучевые клетки мелкие, округлые, с тонкими пористыми стенками, на тангентальных стенках с ситовидной поровостью. На полях перекреста по 2—4 мелкие таксодиоидные поры в одном горизонтальном ряду, местами до 6 пор, расположенных беспорядочно (см. рисунок, *18*). В лучах имеются нормальные горизонтальные смоляные ходы с 9—10 тонкостенными клетками эпителия, расположенные в центре лучей.

Обоснование определения. Присутствие в нормальной древесине вертикальных и горизонтальных смоляных ходов с тонкостенными клетками эпителия позволяет отнести данную древесину к роду *Pinuxylon* Gothan. Изученная древесина имеет некоторое сходство с *Pityoxylon statense* Jeffrey et Chrysler, который также характеризуется отсутствием лучевых трахеид, однако он имеет тангентальную поровость стенок трахеид, древесную паренхиму и несколько иную поровость полей перекреста. Отсутствие лучевых трахеид и тангентальной поровости стенок трахеид сближает описанную древесину с видом *Pinuxylon nathorstii* Conwentz. Но большая высота лучей у изученной древесины и наличие местами двурядной поровости радиальных стенок трахеид не позволяют полностью отождествить ее с этим видом. Поэтому правильнее будет определить данную древесину как *Pinuxylon* cf. *nathorstii* Conwentz.

Местонахождение. Исландия, Тьёрнес, долина р. Калдаквисл; обнажение № 2, слой 2; плиоцен, основание зоны Tapes.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате изучения коллекции третичных древесин из северной части Исландии (п-ов Тьёрнес) установлены следующие виды хвойных: *Podocarpoxylon*? sp. 1, *Podocarpoxylon*? sp. 2, *Podocarpoxylon*? sp. 3, *Cedroxylon affine*, *Larix occidentalis*, *Larix* sp. (*L.* cf. *kurilensis*), *Piceoxylon benstedii*, *P.* cf. *scleromedullosum*, *Pinuxylon* cf. *nathorstii*. Это представители семейств *Pinaceae* и, возможно, *Podocarpaceae*, кроме одного образца древесины, который из-за плохой сохранности материала удалось определить только как хвойное растение (описание не приводится).

Кроме того, два вида хвойных из Тьёрнеса — *Piceoxylon arcticum* и *P. mosquense* — описаны в работе Шёнфельда (Schönfeld, 1956). Эти древесины происходят из зоны Tapes, они имеют плиоценовый возраст. Как указывает Эйнерсон (Einarsson et al., 1967), из зоны Mactra в 1957 г. Пфлюгом была изучена и определена пыльца *Pinus* (*Haploxylon*), *P.* (ex. gr. *silvestris*), *Picea*, *Abies*, *Larix*, *Alnus*, *Corylus*, *Myrica* типа *gale*, *Betula*, *Salix*, *Fagus* типа *silvatica*, *Quercus*, *Platanus*, *Cyrilla* (или *Castanea*), *Rhamnus*, *Ilex* типа *aquifolium*, *Phellodendron*, *Hedera*, что является показа-

телем смешанной, хвойной и широколиственной, лесной растительности и умеренного климата. Шёнфельд также отмечает в своей работе довольно теплолюбивый характер третичной исландской флоры, существовавшей в условиях умеренного климата.

Состав древесной растительности, установленный нами на основании исследования ископаемых древесин, значительно отличается от состава современной флоры Исландии. Такие признаки строения изученных древесин, как широкие годичные слои с резким переходом от ранней древесины к поздней, крупные трахеиды и обильная поровость их стенок, явно свидетельствуют об умеренном, довольно влажном и теплом климате. Таким образом, наши исследования остатков ископаемых древесин подтверждают выводы Шёнфельда и Пфлюга о растительности и климатических условиях Исландии в третичное время. Исходя из всего сказанного, можно заключить, что климат в Исландии в плиоцене был значительно теплее, чем сейчас, что в то время на этой территории существовала довольно богатая растительность, подобная растительности современной умеренной зоны Евразии.

В заключение выражаю глубокую благодарность И. А. Шилкиной за ценные указания и большую помощь при изучении коллекции исландских третичных древесин.

ЛИТЕРАТУРА

Будкевич Е. В. (1961). Древесина сосновых. — Нацокин В. Д. (1968). Ископаемые древесины из меловых, третичных и четвертичных отложений Средней Сибири. — Conwentz H. (1890). Fossile Hölser Schwedens. Kgl. Svensk. Vetensk. Acad., Handl. XXIV. — Einarsson T., D. M. Hopkins, R. R. Doell. (1967). The stratigraphy of Tjörnes, northern Iceland and the history of the Bering Land Bridge. In: The Bering Land Bridge. — Kraus G. (1886). Beiträge zur Kenntniss fossiler Hölzer. Abh. Naturf. Ges. Halle, 16, 1. — Kräusel R. (1949). Die fossilen Koniferen-Hölzer, Tl. II. Palaeontographica. 89, B. — Schönfeld E. (1956). Fossile Hölzer von Island. Neus. Jb. Geol. u. Paläontol., 104, 2. — Shimakura M. (1937). Studies on fossil woods from Japan and adjacent lands. Contribution II. The Cretaceous woods from Japan, Saghalien and Manchouko. Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ. Sendai, ser. 2 (Geol.), 19, 1. — Seward A. C. (1963). Fossil plants, IV. — Stopes M. S. (1915). Catalogue Mesozoic Plants in the British Museum. The Cretaceous Flora, Pt. II.

Биолого-почвенный институт
ДВНЦ АН СССР,
г. Владивосток.

Получено 10 VI 1975.

УДК 582.625.2 : 551.782.1 (571.66)

А. И. Челебаева

ВИДЫ *MYRICA* (СЕМ. *MYRICACEAE*) ИЗ МИОЦЕНА КАМЧАТКИ

A. I. CHELEBAEVA. SPECIES OF *MYRICA* (*MYRICACEAE* FAMILY) FROM THE MIOCENE OF KAMCHATKA

По отпечаткам листьев из стратотипа корфовской серии на северо-востоке Камчатки описаны два новых вида мирики: *Myrica korfiensis* Cheleb. sp. nov. (f. *korfiensis* и f. *grossedentata*) и *M. comarifolia* Cheleb. sp. nov. Оба вида характеризуются значительным полиморфизмом и, по-видимому, имели различные по размеру и форме листья на побегах разного возраста. Сопутствующие растения указывают на экологические различия между этими видами. *M. korfiensis* распространена в среднем и верхнем миоцене Камчатки, в миоцене Аляски, *M. comarifolia* — в верхнем миоцене Камчатки.

Остатки листьев рода *Myrica* часто отмечаются в кайнозойских флорах северо-запада Тихоокеанской области. В эоцене Японии это узколистные *M. curta* Holl. и *M. ubensis* Huzioka, ассоциирующиеся с вечнозелеными

растениями (*Cinnamomum*, *Laurophyllum* и др.). В позднем олигоцене и в неогене они сменяются там представителями рода *Comptonia*, достигающего особенно широкого распространения в нижнем миоцене яруса Дайсима (Tanai, 1967, 1972). На о. Сахалин узколистная *M. vindobonensis* (Ett.) Heer известна из эоцена нижнедуйской свиты (Борсук, 1956). В миоцене распространена *Comptonia* (Байковская, 1974). Ассоциация узколистных мирик с вечнозелеными растениями в местонахождениях эоценовых флор Японии, северо-восточного Китая и советского Дальнего Востока (Ахметьев, 1973) позволяет считать их также вечнозелеными, что подтверждается и морфологическим сходством этих видов с современными вечнозелеными видами *Myrica*. Анализируя состав флор кайнозоя юга Дальнего Востока СССР, М. А. Ахметьев (1973, 1974) относит *Myrica* наряду с *Platanus* к типичным компонентам палеогеновых флор, в неогене уже обычно отсутствующим. Материалы по кайнозойским флорам Камчатки дают основание считать, что лишь определенная группа мирик, а именно узколистных, вероятно, вечнозеленых, может рассматриваться как компонент исключительно палеогеновых флор.

На Камчатке род *Myrica* довольно широко распространен как в палеогене, так и в неогене. Из нижнего и среднего эоцена бухты Чемурнаут на севере западного побережья А. Ф. Ефимовой указывались *M.* cf. *banksiaefolia* Ung., *M. banksiaefolia* var. *curta* Holl., *M.* cf. *vinodobonensis*, *M. stricta* Heer, *M.* cf. *lignitum* (Ung.) Sap. и др. (Челебаева, 1971а). Отсутствие публикаций с описанием этих форм затрудняет сравнение и выводы об их тождестве с палеогеновыми мириками более южных широт Восточной Азии. Можно только отметить, что сопутствующих им вечнозеленых покрытосеменных Ефимова не обнаружила. Более теплолюбивые флоры позднего эоцена (Челебаева и др., 1974) изучены пока слабо. В раннеолигоценовой флоре р. Подкагерной, представленной склоновыми группировками, *Myrica* отсутствует. До сих пор на Камчатке не обнаружены и остатки листьев *Comptonia*.

В неогене *Myrica* обычный компонент флористических комплексов. При этом листья из плиоценовых отложений имеют несомненное сходство с листьями современной *M. gale* L., а также с *M. tomentosa* (DC). Aschers. et Graebn., произрастающей и на Камчатке. Миоценовые виды принадлежат, по-видимому, вымершей группе. *M. korfiensis* имеет черты сходства с несколькими современными видами: *M. rubra* Sieb. et Zucc., *M. californica* Cham. *M. pensilvanica* Lois. и *M. gale*. Современные виды, близкие *M. comarifolia*, мы не нашли. Являлись ли миоценовые виды мирики листопадными растениями, что соответствовало бы общему умеренному характеру камчатской флоры того времени, или вечнозелеными повышенной морозостойкости (как например, современный *Rhododendron aureum* Georgi), выяснить пока не представляется возможным.

Самый богатый материал по мирикам собран из средне-верхнемиоценовых отложений стратотипа корфовской серии на северо-востоке Камчатки, в береговом обрыве вдоль западного берега зал. Корфа. Впервые корфовская флора была описана А. Н. Криштофовичем (1934) по небольшой коллекции, привезенной геологом И. А. Преображенским. В этой коллекции мирики отсутствовали. Ископаемый материал из этих отложений я собирала в течение пяти полевых сезонов (1960, 1966, 1967, 1969, 1970 гг.). К обработке были привлечены также сборы П. А. Мчедлишвили 1961 года, которые он любезно передал мне. В разрезе корфовской серии выделяются три крупных флористических горизонта, последовательно сменяющих друг друга и соответствующих нижней и верхней подсвитам медвежкинской свиты и классической свите (Челебаева, 1971б). В составе флористических комплексов этих горизонтов установлены 90 видов растений, из них два принадлежат роду *Myrica*.

В нижнемедвежкинской флоре доминантами являются представители родов *Glyptostrobus*, *Salix*, *Populus*, *Myrica*, *Pterocarya*, *Alnus*, *Betula*, *Cercidiphyllum*, *Acer*. Присутствуют *Picea*, *Metasequoia*, *Thuja*, *Fagus*, *Quercus*, *Prunus*, *Viburnum* и др. Флора этого горизонта мезофильная, умерен-

ная, но наиболее теплолюбивая в разрезе, по составу и стратиграфическому положению соответствует среднему миоцену (тортон). Верхнемедвежкинская флора заметно обеднена за счет утраты ряда наиболее термофильных компонентов, и, видимо, относится уже к верхнему миоцену. Более поздний этап верхнего миоцена представлен флорой классической свиты, еще более умеренной по составу. В число доминантов этой флоры входят *Salix*, *Populus*, *Alnus*, *Betula*. Редко встречающиеся остатки *Pterocarya* и *Cercidiphyllum* несут следы угнетенности, что, очевидно, связано с похолоданием климата. Однако в видовом отношении флора претерпела небольшие изменения и еще близка нижнемедвежкинской. Флористические комплексы корфовской серии отражают растительность долинного характера, включая разнотипные растительные ассоциации, связанные с различными участками долин корфовского бассейна осадконакопления. Последний, вероятно, находился в непосредственной близости от морского побережья, поскольку в 100 км южнее одновозрастные отложения представлены морскими и прибрежноморскими фациями.

В разрезе корфовской серии массовые захоронения листьев мирики обнаружены в трех прослоях небольшой мощности, но значительной протяженности на разных стратиграфических уровнях. Нижний из них приурочен к средней части нижнемедвежкинской подсвиты, следующий — к верхам верхнемедвежкинской подсвиты и третий — к средней части классической свиты. В нижнем и верхнем прослоях присутствует *Myrica korfiensis* Cheleb. sp. nov., в обоих случаях в ассоциации с древесными породами, среди которых преобладает *Betula polymorpha* Cheleb. Отпечатки, как правило, расположены по наслоению, горизонтально, практически не деформированы. В верхнемедвежкинском прослое встречен другой вид — *M. comarifolia* Cheleb. sp. nov., совместно с которым захоронены многочисленные остатки стеблей хвоща *Equisetum* cf. *limosum* L. и в меньшем количестве — листья ивы и березы. Отпечатки деформированы в различной степени, часто завернуты. По-видимому, *M. korfiensis* и *M. comarifolia* принадлежали разным сообществам долинной растительности и имели экологические отличия. Ниже приводится описание мирик из миоценовых отложений зал. Корфа.

Сем. ***Myricaceae***

Род ***Myrica*** Linne, 1753

Myrica korfiensis **Chelebaeva sp. nov.**[1]

Табл. I, *1—11*, табл. II, 3 (см. вклейки); рис. 1, *1—11*

1869. *M. banksiaefolia* auct. (non Unger): Heer, Fl. foss. alaskana, p. 28, Tab. II, f. 11.

1869. *M. vindobonensis* auct. (non Ettingahausen): Heer, Fl. foss. alaskana, p. 28, Tab. III, f. 4, 5.

Голотип. Экз. M611/16A, нижнемедвежкинская подсвита, средний миоцен; зал. Корфа; табл. I, *1*; рис. 1, *1*. Институт вулканологии ДВНЦ АН ССС .

Диагноз. Листья продолговатые ланцетные и обратноланцетные до широколанцетных и обратнояйцевидных, с тупой, иногда округленной верхушкой, зубчатые от нижней трети или выше, с округленными или ступенчатыми зубцами, часто с подвернутыми кончиками, реже почти цельнокрайние, короткочерешковые.

Исследованные экземпляры. Нижнемедвежкинская подсвита: 511/98А, 98Б, 98В, 98Е, 98К, 98М, 98, 98-1, 98-3, 98-12, 98-13, 98-14, 98-15, 100, M610/1, 1Б, 1В, 3, 5, 5А, 8А, 8Б, 9; 40/4Б; M611/16A, 17 и другие, более 30 отпечатков. Классическая свита: 360/19 с противоотпечатком 19А, 360/20А, 24Б, 42, 17.

[1] Видовое название дано по местонахождению в зал. Корфа.

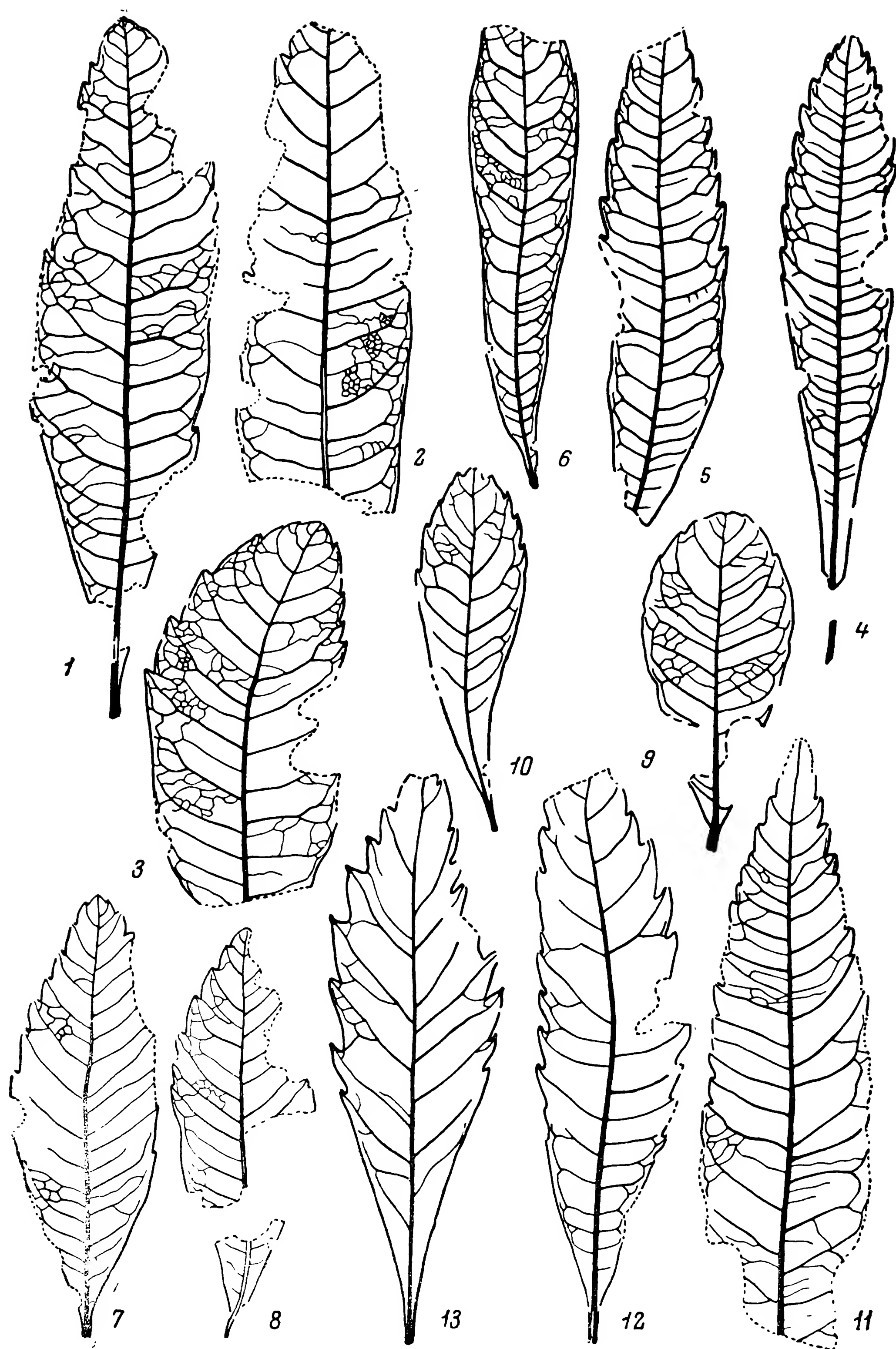


Рис. 1.

1—10 — *Myrica korfiensis* Cheleb. sp. nov., нижнемедвежкинская подсвита, средний миоцен (*1* — экз. М611/16А, голотип; *2* — экз. 511/98Б, *3* — экз. 40/4Б; *4* — экз. 511/98-1; *5* — экз. 511/98-12; *6* — экз. М611/5А; *7* — экз. 511/98В; *8* — экз. 511/98Е; *9* — экз. М610/16; *10* — экз. М610/5); *11* — *M. korfiensis*, экз. 360/19, классическая свита, верхний миоцен; *12*, *13* — *M. korfiensis* f. *grossedentata*, классическая свита (*12* — экз. 360/41А; *13* — экз. 360/6Б, голотип).

Описание. Листья двух типов.

I тип — продолговатые ланцетные и обратноланцетные, длиной 8—13, шириной 1.6—2.6 см, реже больше, с постепенно суженной, туповатой верхушкой, заканчивающейся широким зубцом, с узкоклиновидным, нисбегающим основанием. Длина черешка 0.3—0.7, чаще 0.4 см. Край обычно слегка подвернутый, в основании цельный, от нижней трети или от середины равномерно зубчатый. Иногда зубцы появляются лишь в верхней трети пластинки (рис. 1, *2*, *6*). Зубцы ступенчатые, с прямой или слегка округленной спинкой, более или менее крупные, притупленные или с насаженным коротким кончиком, обычно слегка подвернутым (табл. I, *11*).

Главная жилка немного изогнутая или почти прямая. Вторичные жилки тонкие, резкие, слегка извилистые или угловатые, многочисленные (около 20 пар), отходящие под углом 60—80°, иногда 90°, нередко несколько асимметрично, заканчиваются в зубцах. Их краевые ответвления анастомозируют друг с другом. В цельнокрайней части листа вторичные жилки, дуговидно изгибаясь, также анастомозируют, образуя ряд мелких петель вдоль края. Промежуточные жилки длинные, параллельные вторичным, к краю разветвляющиеся, по одной почти во всех интервалах. Жилки 3-го и 4-го порядков рельефные, образуют густую сеточку с округлыми ячейками (табл. I, *10*).

II тип листьев — относительно короткие, от обратноланцетных до обратнояйцевидных, а также от ланцетных до широколанцетных, длиной 4.5—6.7, шириной 1.5—2.3 см, с притупленной или округлой верхушкой, заканчивающейся широким крупным зубцом. Основание от клиновидного до узковытянутого, нисбегающее. Черешок длиной 0.3—0.7 см. Зубчатостью и жилкованием почти не отличаются от продолговатых листьев за исключением заметно меньшего количества вторичных жилок — от 15 до 18 пар.

Листья обоих типов проявляют значительную морфологическую изменчивость, но в отношении размеров и формы между ними можно найти переходы. В нижнемедвежкинской подсвите все разнообразие форм наблюдается в одном захоронении в пределах маломощного слоя (от 10 до 30 см); поэтому естественно предполагать, что они относятся к одному виду и характеризуют его изменчивость. В классической свите отпечатки *M. korfiensis* также найдены в прослое мощностью 20—25 см. Присутствуют оба типа листьев (рис. 1, *11*; табл. II, *3*). Продолговатые формы иногда отличаются более вытянутой узкой верхушкой. Довольно распространены экземпляры с более крупными, чем обычно, зубцами, выделяемые в *M. korfiensis* f. *grossedentata* (рис. 1, *12*, *13*).

Сравнение. Среди описанных ранее ископаемых *Myrica* нет видов, представленных двумя модификациями листьев, сходными с рассмотренными. Продолговатые листья имеют некоторое сходство с типовыми изображениями *M. lignitum* (Ung.) Sap. из Паршлюга (*Quercus lignitum*, Unger, 1847, t. XXXI, fig. 5—7; Unger, 1852, t. XVIII, fig. 1—7). Однако корфский вид отличается значительно более короткими черешками, более короткой и притупленной верхушкой, более мелкими и частыми зубцами, большим количеством вторичных жилок и их большей извилистостью. Эти же признаки отличают *M. korfiensis* от *M. banksiaefolia* и *M. vindobonensis*, европейских видов, видимо, во многом перекрывающихся между собой и с *M. lignitum*. От обоих этих видов *M. korfiensis* отличается более широкой листовой пластинкой и отсутствием зубчатости в ее нижней трети. Листья второго типа, особенно с наибольшей шириной выше середины пластинки, похожи на *M. palaeogale* Pilar. Однако последний, как и его современный аналог *M. gale* L., не имеет продолговатых форм.

Полного сходства с каким-либо современным видом мы не установили. Наличие двух модификаций листовой пластинки сближает *M. korfiensis* с *M. rubra*, обитающей в Японии. Листья годовалых побегов последнего вида продолговатые, ланцетные и обратноланцетные, зубчатые от нижней трети; у более старых побегов они короткие, от обратноланцетных до лопатчатых, зубчатые в верхней трети пластинки

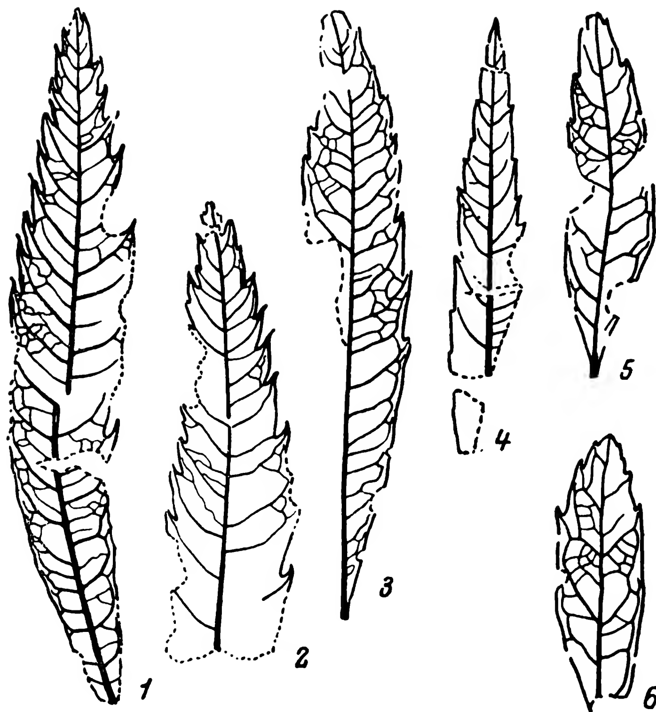


Рис. 2. *Myrica comarifolia* Cheleb. sp. nov., верхнемедвежкинская подсвита, верхний миоцен.

1 — экз. 87/20А, голотип; *2* — экз. 87/18Б; *3* — экз. 87/15А; *4* — экз. 87/1СА; *5* — экз. 87/15В; *6* — экз. 87/17Б.

(Matsuo, 1965, pl. II, fig. 3, 4). Однако полного совпадения морфологии у однотипных листьев ископаемого и современного вида нет. Короткие обратнояйцевидные листья *M. korfiensis* напоминают листья *M. tomentosa*. Широколанцетные листья имеют некоторое сходство с *M. pensilvanica*, но отличаются более мелкими и частыми зубцами. Продолговатые формы листьев близки *M. californica*, но отличаются более крупными и притупленными зубцами.

Геологическое распространение. Средний и верхний миоцен Камчатки, Аляски.

Myrica korfiensis Cheleb. f. *grossedentata*

Табл. II, *1*, *2*; рис. 1, *12*, *13*

Голотип. Экз. 360/6Б, классическая свита, верхний миоцен, зал. Корфа, табл. II, *1*; рис. 1, *13*. Институт вулканологии ДВНЦ АН СССР.

Диагноз. Листья широколанцетные и ланцетные с острой верхушкой, с крупными вытянутыми вверх зубцами, нередко оттянутыми в короткое острие.

Исследованные экземпляры. Классическая свита: 360/1Б, 6Б, 14, 24, 26, 35, 41А.

Описание. Листья длиной 5—15, шириной 1.5—3.0 см, постепенно суженные кверху и книзу, с острой верхушкой и узкоклиновидным нисбегающим основанием. Край зубчатый от середины пластинки или чуть выше. Зубцы крупные, округленно-треугольные, иногда клювовидно загнуты или сжаты в острие. Черешок длиной около 0.5 см. Эпидерма углефицирована, в связи с чем жилкование просматривается слабо; хорошо заметны лишь главные и вторичные жилки.

Сравнение. По числу вторичных жилок эти листья ближе к листьям второго типа *M. korfiensis* f. *korfiensis*, от которых отличаются крупно-

зубчатым краем и более вытянутой верхушкой. Отпечатки встречаются в одном прослое с продолговатыми и короткими листьями, характерными для f. *korfiensis*. Судя по габитусу, они могут представлять листья жировых побегов.

Геологическое распространение. Верхний миоцен Камчатки.

Myrica comarifolia Chelebaeva sp. nov.[2]

Табл. II, *4—15*, рис. 2, *1—6*.

Голотип. Экз. 87/20А, верхнемедвежкинская подсвита, верхний миоцен, зал. Корфа; табл. II, *4*, *5*; рис. 2, *1*. Институт вулканологии ДВНЦ АН СССР.

Диагноз. Листья линейно-ланцетные до ланцетных, с узкой острой верхушкой, реже обратноланцетные, иногда с притупленной верхушкой, в верхней части по краю острозубчатые или ступенчато-зубчатые, крупными зубцами, часто оттянутыми в короткое острие, короткочерешковые.

Исследованные экземпляры. Верхнемедвежкинская подсвита: 87/7, 15А, 15В, 16А, 16Б, 17А, 17Б, 18Б, 20А, 20В, 30А, 30В, 32А, 33 и другие, более 30 отпечатков.

Описание. Листья длиной от 4 до 10, шириной 0.6—0.7, черешок— 0.2—0.5 см. Крупные листья линейно-ланцетные или продолговато-ланцетные, мелкие чаще ланцетные с наибольшей шириной в середине, ниже или выше середины. Верхушки постепенно суженные, острые, у некоторых обратноланцетных — туповатые. Основание узкоклиновидное, нисбегающее. Нижняя треть или половина пластинки у всех листьев цельнокрайняя, у некоторых зубцы имеются только в верхней трети. Зубцы крупные, изменчивые по форме, чаще с острой верхушкой, оттянутой в короткое острие, с округленной спинкой, наклоненные кверху, иногда почти серповидные, с узкими бухтами между ними. У других отпечатков зубцы прижатые, со слабовыпуклой спинкой, почти ступенчатые (табл. II, *7*, *8*). Такие листья напоминают листочки *Comarum palustre*. Вторичные жилки у крупных листьев многочисленные, рельефные, отходят под углом 45—90°, краспедодромные, в цельнокрайней части листа камптодромные. У мелких листьев их меньше. Промежуточные и третичные жилки слабозаметные. В целом жилкование аналогично жилкованию *M. korfiensis*.

Сравнение. *M. comarifolia*, как и *M. korfiensis*, имеет две модификации листьев: удлиненные и короткие. Однако от этого вида верхнемедвежкинская *M. comarifolia* отличается значительно более узкими листьями с вытянутыми острыми верхушками, острозубчатым краем, слабозаметной сетью тонких жилок. От *M. lignitum* вид отличается более мелкими и узкими листьями, более частыми и мелкими зубцами, от *M. vindobonensis* и *M. banksiaefolia* — цельнокрайней нижней частью листьев, иной формой зубцов, коротким черешком. Современные аналоги не установлены.

Геологическое распространение. Верхний миоцен Камчатки.

ЛИТЕРАТУРА

Ахметьев М. А. (1973). Палеоценовые и эоценовые флоры юга Дальнего Востока СССР и сопредельных стран и их стратиграфическое положение. Сов. геол., 7. — Ахметьев М. А. (1974). Олигоценовые и миоценовые флоры юга Дальнего Востока СССР как показатели климатической обстановки. Изв. АН СССР, сер. геол., 4. — Байковская Т. Н. (1974). Верхнемиоценовая флора Южного Приморья. — Борсук М. О. (1956). Палеогеновая флора Сахалина. Тр. Всес. н.-и. геол. инст., нов. сер., XII. — Криштофович А. Н. (1934). Третичная флора залива Корфа на Камчатке. Тр. Дальневост. геол.-развед. треста, 62. — Челебаева А. И. (1971а). Вопросы стратиграфии континентального кайнозоя Камчатки. — Челебаева А. И. (1971б). Ископаемая флора залива Корфа и ее значение для стратиграфии неогена Камчатки. Автореф. канд. дисс. М. — Челебаева А. И.,

[2] Название дано по сходству с листочками *Comarum palustre* L.

А. Е. Шанцер, И. А. Егорова, Е. Г. Лупикина. (1974). Кайнозойские отложения Курило-Камчатской области. В кн.: История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. Камчатка, Курильские и Командорские острова. — Heer O. (1869). Flora fossilis alaskana. Kgl. Svensk. Vetensk. Acad., VIII, 4. — Matsuo H. (1965). A study on neogene plants of the inner side of Central Honshu (Hokuriki Region), Japan. I. On the Genus *Comptoniphyllum* Nathorst. Ann. Sci. Kanazawa Univ., 2. — Tanai T. (1967). Tertiary floral changes of Japan. In: Jubilee Publ. Comem. Prof. Sasa. — Tanai T. (1972) Tertiary history of vegetation in Japan. Floristics and palaeofloristics of Asia and Eastern North America. — Unger F. (1847). Chloris protogaea. Beiträge zur Flora der Vorwelt. — Unger F. (1852). Iconographia plantarum fossilium, Abbildungen und Beschreibungen fossiler Pflanzen. Denkschr. deutsch. math.-nat. Cl. Akad. Wissensch., IV.

Институт вулканологии
Дальневосточного
научного центра АН СССР,
г. Петропавловск-Камчатский.

Получено 7 X 1975.

УДК 576.16 : 58 : 551.762 (575.1)

Р. Х. Худайбердыев, У. К. Юнусов

НОВЫЙ ВИД *SAHNIOXYLON* ИЗ ЮРСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ АНГРЕНА (УЗБЕКИСТАН)

R. KH. KHUDAIBERDYEV, U. C. JUNUSOV.
A NEW SPECIES OF *SAHNIOXYLON* FROM THE JURASSIC DEPOSITS OF ANGREN (UZBEKISTAN)

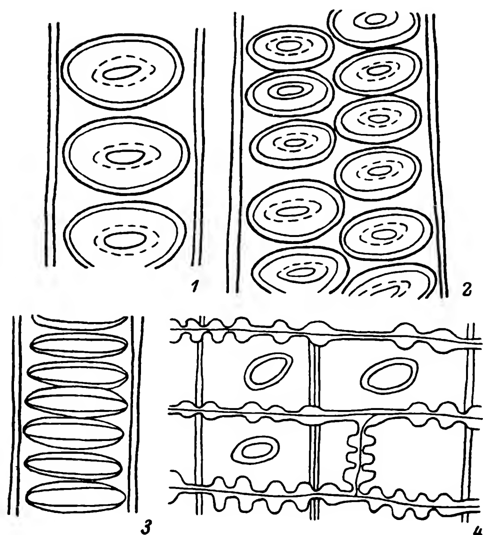
По остаткам древесины описан новый вид рода *Sahnioxylon* из отложений средней юры. Ангренский образец по структуре древесины близок к четырем видам этого рода — *S. scalariforme*, *S. uralense*, *S. ugamicum*, *S. rajmahalense*, но отличительные признаки его настолько существенны, что послужили основанием для выделения самостоятельного вида.

В процессе изучения обугленных древесин, собранных авторами статьи в 1969 г. в юрских отложениях Ангрена (расположенного в 120 км к юго-востоку от Ташкента), были выявлены два образца с лестничными трахеидами. Слои, содержащие эти древесины, входят в состав ангренской свиты. На совещании по разработке унифицированных стратиграфических схем для Средней Азии было решено разделить юрскую толщу этого района на ангренскую и джигиристанскую свиты (Решение совещания. . ., 1959).

Ангренская свита залегает на коре выветривания кварцевых порфиров кызылнуринской свиты нижнетриасового возраста. Она представлена грубозернистыми базальными слоями, мощными угольными комплексами, а также переслаиваниями углей с глинами, имеющими черную и темно-серую окраску, алевролитами и песчаниками различной зернистости. Ее возраст определяется как среднеюрский.

Ископаемая древесина, характеризующаяся присутствием лестничных трахеид, относится к формальному роду *Sahnioxylon* Bose et Sah. В настоящее время количество его видов, по А. А. Яценко-Хмелевскому и И. А. Шилкиной (1964), доходит до 9. Они известны из отложений триаса Новой Каледонии, Швейцарии, нижней юры Южного Казахстана, Новой Каледонии, юры Индии, мела Урала, Восточной Сибири и Северного Китая.

Тщательное сравнение структуры изученной нами древесины с древесиной известных видов (Sahni, 1932) показало как сходство, так и различие между ними; отличительные признаки настолько существенны, что не позволяют отнести исследованную древесину ни к одному из них. Поэтому авторы статьи описывают ее как новый вид *Sahnioxylon*. Для видового эпитета использовано название местонахождения образца.



Радиальный срез древесины *Sahnioxylon angrenicum* Chudajber. et Jun. sp. nov.

1 — однорядная, 2 — двурядная, 3 — лестничная поровость трахеид, 4 — купрессоидные поры на полях перекреста.

Sahnioxylon angrenicum Chudajberdyev et Junusov sp. nov.

Таблица, *1—6*, рисунок, *1—4*

Голотип: колл. 15, обр. 109. Средняя юра Ангрена, буроугольное местонахождение (Узбекистан). Хранится в лаборатории палеоботаники Института ботаники АН УзССР в Ташкенте.

Материал: 5 кусков древесины, из которых самые крупные 4×6 см, а самые мелкие — 2×1 см. На образцах невооруженным глазом видны параллельные слои прироста, что свидетельствует о принадлежности изученных образцов к крупным стволам. Все образцы обугленные и сильно смятые, мягкие, крошатся в руках при изготовлении срезов. Поэтому для приготовления препаратов был применен химический метод, разработанный нами (Худайбердыев, Юнусов, 1971).

Диагноз: слои прироста выражены отчетливо. Переход от ранней древесины к поздней постепенный. Трахеиды на поперечных срезах в очертании прямоугольные и многоугольные. Поровость трахеид лестничная, однорядная и двурядная. Однорядные поры окаймленные, овальные, свободные. Двурядные поры имеют очередное расположение. Сердцевинные лучи многочисленные, гомогенные, однорядные, высотой от 1 до 55 слоев клеток. Горизонтальные и вертикальные стенки лучевых клеток пористые. Поры на полях перекреста купрессоидные мелкие, по 2—4, иногда по 5—6 пор на поле.

Микроскопическое описание. Обр. 109. Слои прироста выражены отчетливо. Переход от ранней древесины к поздней постепенный — он заметен по утолщению стенок у 3—5 слоев трахеид в поздней древесине. В ранней древесине все трахеиды тонкостенные. В результате фоссилизации трахеиды смяты почти до полного смыкания стенок.

Трахеиды ранней древесины в очертании прямоугольные, реже многоугольные, а в поздней — четырехугольные. Диаметр полости трахеид соответственно 50—80 и 30—40 мкм (таблица, *1*). На радиальных стенках трахеид поры окаймленные, в одно-двурядном и лестничном расположении. Лестничные поры приурочены главным образом к ранней древесине, занимают всю стенку трахеиды по ее ширине. Однорядные поры сближены, но не сомкнуты, занимают $^2/_3$ ширины трахеиды, округло-овальные, с включенным округлым отверстием. Диаметр этих пор 100—140, отверстий — 40—60 мкм. Двурядные поры в очередном расположении, сближены, но не сомкнуты (таблица, *3—6*; рисунок, *1—3*).

Лучи многочисленные, гомогенные, однорядные, иногда с двурядными участками в 2—3 слоя клеток. Высота лучей от 1 до 55 слоев, обычно 10—18 слоев (таблица, *2*). Горизонтальные и вертикальные стенки клеток лучей пористые (таблица, *6*; рисунок, *4*). Поры на полях перекреста мелкие купрессоидные, в количестве 2—4, иногда 5—6 пор на поле (таблица, *6*; рисунок, *4*).

Обоснование определения. Характерным признаком исследованной древесины является наличие лестничной поровости на радиальных стенках трахеид в сочетании с поровостью, обычной для древесины порядка *Coniferales*. Эта особенность говорит о принадлежности ее к роду *Sahnioxylon* Bose et Sah. Как упомянуто выше, в настоящее время

известно 9 видов рода *Sahnioxylon*. Изученная нами древесина обнаруживает сходство с четырьмя из этих видов — *S. rajmahalense*, *S. scalariforme*, *S. ugamicum*, *S. uralense*. Однако ни с одним из них она не может быть отождествлена, так как имеет и существенные отличия. Так, от близкого к ней территориально и по времени существования вида S. *ugamicum* (он описан из лейаса верховьев р. Угам, Южный Казахстан) исследованная древесина отличается типом и рядностью лучей. Наличие лестничной поровости только на радиальных стенках трахеид отличает ее от *S. scalariforme*, который описан из нижнего мела северного Китая и р. Оленёк. Отсутствие древесинной паренхимы у этой древесины не позволяет отождествить ее с *S. rajmahalense* и *S. uralense*, которые описаны соответственно из юры Раджмахала (Индия) и нижнего мела Урала.

Все это дает нам основание сделать вывод, что изученная нами древесина представляет новый вид рода *Sahnioxylon*, которому мы дали название *S. angrenicum*.

Ангренская находка представителя рода *Sahnioxylon* подтверждает существующее мнение, что в средней юре были распространены растения, которые в настоящее время рассматриваются как предки гомоксилярных покрытосеменных. На территории Советского Союза это четвертая находка, а в Узбекистане — первая.

ЛИТЕРАТУРА

Решения совещания по разработке унифицированных стратиграфических схем для Средней Азии. (1959). Ташкент. — Худайбердыев Р. Х., У. К. Юнусов. (1971). О методике исследования юрских древесин Ангрена. Узб. биол. ж., 6. — Яценко-Хмелевский А. А., И. А. Шилкина. (1964). Новые находки и обзор рода *Sahnioxylon*. Палеонтол. ж., 3. — Sahni B. (1932). *Homoxylon rajmahalense*, gen. et sp. nov., a fossil angiospermous wood, devoid of vessels from the Rajmahal Hills. Bihar. Mem. Geol. Surv. India, Palaeontol. Indica, new ser., v. 2, 2 : 1—16.

Институт ботаники
Академии наук Узбекской ССР,
г. Ташкент.

Получено 7 VII 1975.

УДК 576.312.38 : 511.1 (582.675)

Т. С. Ростовцева

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *RANUNCULACEAE* JUSS.

T.S. ROSTOVTSEVA. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME SPECIES FROM THE FAMILY *RANUNCULACEAE* JUSS.

Изучены числа хромосом у 16 видов семейства *Ranunculaceae*.[1] У видов *Aconitum krylovii* (2n=16), *Aquilegia oxysepala* (2n=14), *A. viridiflora* (2n=16), *Atragene sibirica* (2n=16) и *Pulsatilla campanella* (2n=32) числа хромосом определены впервые. У вида *Delphinium laxiflorum* обнаружено новое число хромосом — 2n=32. Подтверждено наличие хромосомных рас у *Thalictrum minus* — n=21 и n=42. У *Aconitum krylovii* найдены добавочные хромосомы (В-хромосомы).

Мы провели кариологическое изучение 16 видов сем. *Ranunculaceae*, в том числе 5 видов впервые.

Материалом для исследования служили корешки проростков, полученных при проращивании семян, а также корешки и бутоны с растений, собранных в природных условиях. Гербарные образцы изучавшихся и собранных нами видов, кроме *Aquilegia oxysepala* и *A. viridiflora*, хранятся в гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР. Все растения определены И. М. Краснобоpовым, которому выражаю свою благодарность.

---

[1] Латинские названия растений даются по «Флоре СССР».

Корешки и бутоны фиксировали в смеси 96%-го спирта с ледяной уксусной кислотой (3 : 1) в течение 24 часов. Корешки перед фиксацией подвергали предобработке в 0.2%-м растворе колхицина в течение 5 час. После фиксации бутоны и корешки дважды промывали 80%-м спиртом и хранили в нем до исследования. Гаплоидные числа хромосом определяли в профазе мейоза (в стадии диакинеза) на давленых препаратах, окрашенных ацетокармином. Корешки окрашивали ацетоорцеином, после чего раздавливали в капле 45%-й уксусной кислоты. Измерения метафазных хромосом корней проводили на одной пластинке. Хромосомы зарисовывали с помощью рисовального аппарата РА-4 и измеряли нанесенными на рисунок делениями окуляр-микрометра.

У *Adonis sibiricus*, по нашим данным, 2n=16 (см. таблицу), что подтверждает результаты, полученные З. Е. Шлангена (1974) у этого вида.

Числа хромосом 16 видов семейства *Ranunculaceae* Juss.

Вид	Числа хромосом		Место сбора материала
	n	2n	
Adonis sibiricus Patr. ex Ledeb.		16	Горно-Алтайская авт. обл., Онгудайский р-н, окрестности с. Ороктой, луг в лиственничном лесу
Aconitum sajanense Kumin.	8		Красноярский край, окрестности ст. Оленья Речка
A. volubile Pall. ex Koelle		16	Хакасская авт. обл., окрестности г. Абаза, берег р. Абакан
A. krylovii Steinb.		16+1—3B	Горно-Алтайская авт. обл., Онгудайский р-н, окрестности с. Онгудай
Atragene sibirica L.		16	Тувинская АССР, Тес-Хемский р-н, окрестности с. Самагалтай
Aquilegia oxysepala Trautv. et Mey.		14	Ботанический сад Технического института г. Удине, Италия
A. viridiflora Pall.		16	Главный ботанический сад АН СССР, г. Москва
Delphinium elatum L.		32	Горно-Алтайская авт. обл., Шебалинский р-н, окрестности с. Шебалино, склон горы
D. laxiflorum DC.		32	То же
Leptopyrum fumarioides (L.) Reichb.		14	Тувинская АССР, Эрзинский р-н, берег оз. Tере-Холь, кусты караганы
Pulsatilla campanella Regel et Til.		32	Тувинская АССР, Эрзинский р-н, нагорье Сангилен, верховья р. Балыктыг-Хем, выс. 2300 м
Pulsatilla turczaninovii Kryl. et Serg.		16	Тувинская АССР, Тандинский р-н, окрестности с. Балгазын
Ranunculus polyanthemos L.		16	Хакасская авт. обл., берег оз. Ит-Куль
Thalictrum minus L.	21		Горно-Алтайская авт. обл., Майминский р-н, правый берег р. Катунь, окрестности с. Манжерок
» »	21		Горно-Алтайская авт. обл., Шебалинский р-н, Семинский перевал, кедровый лес
» »	21		Горно-Алтайская авт. обл., Турочакский р-н, берег Телецкого озера, окрестности с. Артыбаш
» »	42		Хакасская авт. обл., берег оз. Ит-Куль
Thalictrum foetidum L.	7		Горно-Алтайская авт. обл., окрестности с. Онгудай, берег р. Урсул
» »	7		Хакасская авт. обл., берег оз. Ит-Куль, кустарник
Thalictrum simplex L.	28		Горно-Алтайская авт. обл., Онгудайский р-н, окрестности с. Онгудай, берег р. Урсул
» »	28		Алтайский край, Солтонский р-н, берег р. Неня, окрестности с. Ненинка, березовая роща

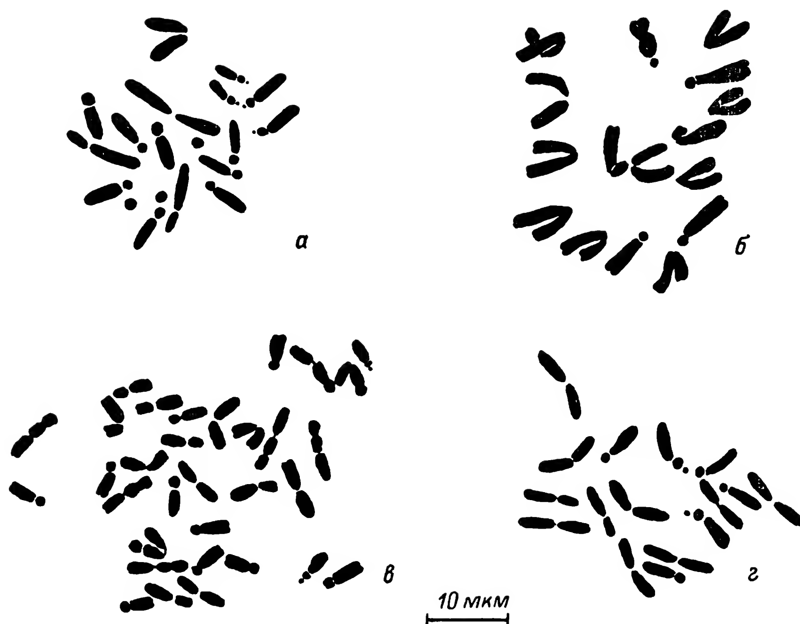


Рис. 1. Метафазные пластинки некоторых видов *Ranunculaceae*.

а — *Aconitum krylovii*, 2n=16 (видны три добавочные хромосомы); *б* — *Atragene sibirica*, 2n=16; *в* — *Pulsatilla campanella*, 2n=32 (видны вторичные перетяжки хромосом); *г* — *Pulsatilla turczaninovii*, 2n=16.

У *Aconitum sajanense*, n=8. Наши данные подтверждают данные Л. А. Малаховой (1971), которая указывает для этого вида 2n=16.

По нашим данным, у *Aconitum volubile* из Хакасской автономной области 2n=16. Некоторые авторы (Langlet, 1932; Соколовская, 1966) указывают для этого вида 2n=16, причем А. П. Соколовская — для растений из Приморского края. Другие (Darlington, 1932; Schafer, La Cour, 1934) указывают более высокие числа хромосом — 2n=32, 64.

У *Aconitum krylovii* число хромосом определено впервые — 2n=16 (см. рис. 1, *а*). Хромосомы длиной от 3.87 до 12.5 мкм. 6 пар — акроцентрические, из них 2 пары со спутниками. Одна пара — субметацентрическая, пара самых длинных хромосом — метацентрическая. Мы наблюдали добавочные хромосомы (В-хромосомы) длиной от 1.25 до 1.85 мкм. Было просмотрено 15 корешков у проростков семян. Из них 4 проростка имели одну добавочную хромосому (рис. 2), 2 — две и у 2 проростков было три добавочные хромосомы, 7 проростков не имели добавочных хромосом.

Число хромосом у *Atragene sibirica* определено впервые — 2n=16. Хромосомы крупные, длина их от 5.6 до 13.0 мкм, из них 2 пары — акроцентрические, 3 пары — субметацентрические и 3 пары — метацентрические или почти метацентрические (рис. 1, *б*).

Числа хромосом у видов *Aquilegia oxysepala* и *A. viridiflora* определены впервые и равны соответственно 2n=14 и 2n=16.

У *Delphinium elatum*, по нашим данным, 2n=32, что подтверждает материалы Г. А. Левитского (1931), Грегори (Gregory, 1941), П. Г. Жуковой (1961) и др.

У *Delphinium laxiflorum* с Алтая число хромосом — 2n=32, видимо, это аутотетраплоид. По данным Т. С. Матвеевой и А. Д. Тихоновой (1969), у растений из Средней Азии 2n=16.

У *Leptopyrum fumarioides* установленное нами число хромосом 2n=14, что подтверждает более ранние данные Лангле (Langlet, 1927) и Левитского (1931).

Число хромосом *Pulsatilla campanella* определено нами впервые — 2n=32. Хромосомы длиною от 3.63 до 7.88 мкм. 6 пар хромосом — акроцентрические, у одной из них имеются спутники; 7 пар — субметацентри-

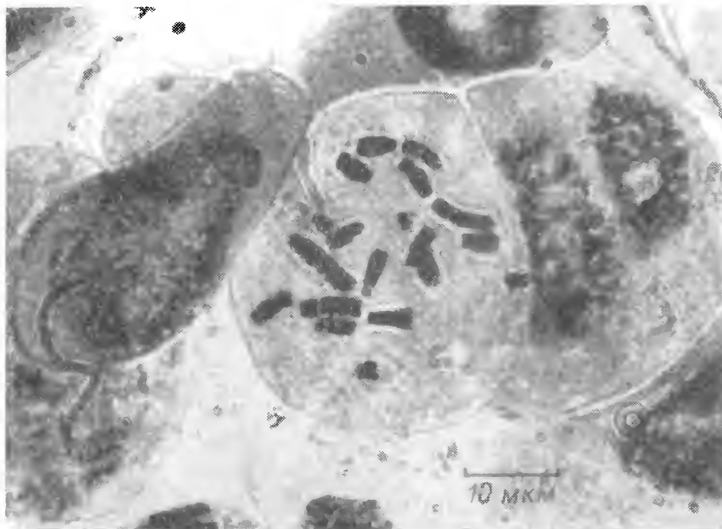


Рис. 2. Метафазная пластинка вида *Aconitum krylovii*, 2n=16
Видна одна добавочная хромосома; ×1536.

ческие, из них 4 пары со вторичными перетяжками и 3 пары — метацентрические (рис. 1 *в*).

У *Pulsatilla turczaninovii*, по нашим данным, 2n=16, что подтверждает сведения Матвеевой и Тихоновой (1969). Хромосомы крупные, длина их от 5.62 до 9.12 мкм. Из 3 пар акроцентрических хромосом одна со спутниками. Имеется 1 пара субметацентрических хромосом, остальные 4 пары — метацентрические (рис. 1, *г*).

У *Ranunculus polyanthemos* из Хакассии 2n=16, что подтверждает данные многих авторов (Larter, 1932; Pólya, 1949; Александрова, 1967; Соколовская, 1972, и др.).

Число хромосом у *Thalictrom minus* определено многими исследователями. Некоторые (Соколовская, Стрелкова, 1948) указывают 2n=40, большинство — 2n=42 (Langlet, 1927; Löve A., Löve D., 1944; Жукова, 1961, и др.). Согласно сообщению В. В. Бочанцевой (1972), у *Th. minus* из Ярославской области 2n=84. По нашим данным, в трех географических пунктах Алтая у *Th. minus* n=21, а в Хакасской автономной области на берегу оз. Ит-Куль, n=42, что подтверждает наличие хромосомных рас у этого вида.

У *Thalictrum foetidum*, по нашим данным, во всех географических пунктах n=7, что подтверждает данные других авторов (Langlet, 1927; Kuhn, 1928; Соколовская, 1966).

У *Thalictrum simplex* мы установили n=28, что подтверждает данные Лангле (Langlet, 1927), Кюна (Kuhn, 1928) и В. В. Бочанцевой (1972).

ЛИТЕРАТУРА

Александрова Т. В. (1967). Кариогеографическая характеристика некоторых кавказских видов рода *Ranunculus*. Бот. ж., 52, 1. — Бочанцева В. В. (1972). Хромосомные числа некоторых видов *Thalictrum* в Европейской части СССР. Бот. ж., 57, 8. — Жукова П. Г. (1961). Кариология некоторых видов *Ranunculaceae* в Полярно-Альпийском ботаническом саду. Бот. ж., 46, 3.— Левитский Г. А. (1931). Морфология хромосом и понятие «кариотипа» в систематике (на основе исследования подсемейства *Helleboreae*). Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 27, 1. — Малахова Л. А. (1971). Числа хромосом высокогорных растений Западного Саяна. Науч. докл. высшей школы, Биол. науки, 1. — Матвеева Т. С., А. Д. Тихонова. (1969). В кн.: Хромосомные числа цветковых растений. Под ред. Ан. А. Федорова. — Соколовская А. П. (1966). Географическое распространение полиплоидных видов растений. Исследования флоры Приморского края. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1, 3. — Соколовская А. П. (1972). Кариологическая характеристика

флоры Ленинградской области. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 4, 21. — Соколовская А. П., О. С. Стрелкова. (1948). Географическое распределение полиплоидов. 2. Исследование флоры Алтая. Уч. зап. Гос. пед. инст. им. А. И. Герцена, 66. — Шлангена З. Е. (1974). Кариологическое исследование *Adonis sibirica* Patr. (сем. *Ranunculaceae*). Изв. АН Латв. ССР, 1. — Darlington C. D. (1932). Recent advances in cytology. — Gregory W. C. (1941). Phylogenetic and cytological studies in the *Ranunculaceae* Juss. Trans. Amer. Philos. Soc., New Ser., 31. — Kuhn E. (1928). Zur Zytologie von *Thalictrum.* Jahrb. Wissensch. Bot., 68, 3. — Langlet O. F. J. (1927). Beiträge zur Zytologie der Ranunculazeen. Svensk. Bot. Tidskr., 21, 1. — Langlet O. F. J. (1932). Über Chromosomenverhältnisse und Systematik der Ranunculaceae. Svensk. Bot. Tidskr., 26, 4. — Larter L. N. H. (1932). Chromosome variation and behavior in *Ranunculus* L. J. Genetics, 26, 2. — Löve A., D. Löve. (1944). Cyto-taxonomical studies on boreal plants. III. Some new chromosome numbers of Scandinavian plants. Arkiv Bot., 31A, 12. — Pólya L. (1949). Chromosome numbers of some Hungarian plants. Acta Geobot. Hungarica, 6, 2. — Schafer B., L. La Cour. (1934). A chromosome survey of *Aconitum.* I. Ann. Bot., 48, 191.

Центральный
сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
г. Новосибирск.

Получено 5 V 1975.

УДК 576.312.37 : 582.675 (571.1)

Л. А. Малахова, А. А. Козлова и Н. Н. Карташова

ИЗУЧЕНИЕ ХРОМОСОМ ДИКОРАСТУЩИХ РАСТЕНИЙ ПРИОБЬЯ. III. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ КАРИОТИПОВ ТРЕХ ВИДОВ БОРЦА *ACONITUM* L. (*RANUNCULACEAE*)

L. A. MALAKHOVA, A. A. KOZLOVA, N. N. KARTASHOVA. STUDIES ON THE CHROMOSOMES OF THE WILD PLANTS OF THE PRI-OB AREA. III. COMPARATIVE ANALYSIS OF THE KARYOTYPES OF THREE *ACONITUM* L. SPECIES (*RANUNCULACEAE*)

Проведен сравнительный анализ кариотипов *Aconitum excelsum* и *A. leucostomum* из секции *Lycoctonum* и *A. volubile* из секции *Napellus.* У близкородственных видов, *A. excelsum* и *A. leucostomum*, не отмечено существенных различий между кариотипами. *A. volubile*, филогенетически более удаленный от двух предыдущих видов, характеризуется более глубокими структурными изменениями хромосом.

Виды *Aconitum* L. являются удобным объектом для кариологических исследований. Диплоидные виды имеют 8 пар крупных хромосом, из которых 4 пары четко идентифицируются (Карташова, Малахова, 1973; Малахова и др., 1975).

Род *Aconitum* очень обширен, систематика его еще недостаточно разработана. Ряд авторов выделяют в качестве самостоятельных видов таксоны, которые прежде рассматривались как внутривидовые категории, входящие в состав полиморфных видов. В кариологическом отношении род *Aconitum* изучен недостаточно. Из 51 вида флоры СССР (Штейнберг, 1937) числа хромосом известны лишь у 21 (Хромосомные числа цветковых растений, 1969).

В настоящем сообщении дан сравнительный анализ кариотипов *Aconitum excelsum* Reichb., *A. leucostomum* Worosch. и *A. volubile* Pall.

Материал для исследования был собран в июле 1972 г. на территории Томской области и Алтайского края. Для кариологического анализа использовались молодые корешки вегетирующих растений. Образцы *A. excelsum* собраны в березово-осиновом лесу, в окрестностях пос. Новая Бурка (Томская область, Бакчарский район), *A. leucostomum* — на поляне в сосново-березовом лесу, в окрестностях пос. Элекмонар (Алтайский край), *A. volubile* — в сосново-березовом лесу, на поляне вдоль дороги,

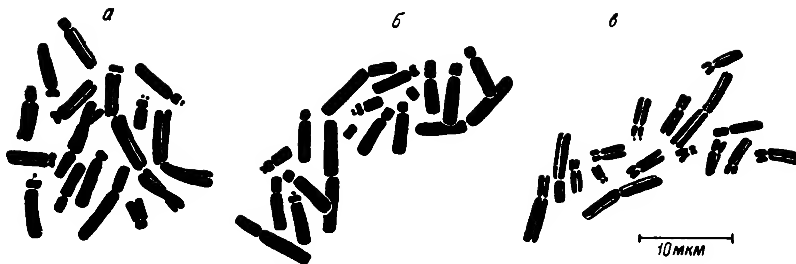


Рис. 1. Метафазные пластинки трех видов *Aconitum*.

а — *A. excelsum*, *б* — *A. leucostomum* (в наборе имеются 2В-хромосомы), *в* — *A. volubile*.

в окрестностях пос. Каштак (Томская область, Томский район). Гербарные образцы этих видов, собранные нами, хранятся в лаборатории цитологии и генетики Научно-исследовательского института биологии и биофизики Томского университета. Корешки фиксировали спирт-уксусной смесью (3 : 1) с предварительной обработкой 0.1% раствором колхицина в течение 3 часов и окрашивали ацетгематоксилином по Ю. А. Смирнову (1968). Исследование проводили на давленых препаратах. Хромосомы измеряли на рисунках. Для каждой хромосомы определяли абсолютную длину L^a, выраженную в микронах, относительную длину L^r и центромерный индекс (I^c), выраженные в процентах. Для анализа кариотипов был применен метод поликариограмм (Павулсоне и др., 1970). Подбор метафазных пластинок для поликариограмм осуществлялся по суммарной длине хромосом диплоидного набора. Поликариограммы были построены на следующем количестве метафазных пластинок: *A. excelsum* — 24, *A. leucostomum* — 18, *A. volubile* — 10; общая длина хромосом диплоидного набора составляла соответственно 80.0—100.0, 85.0—95.0 и 70.0—80.0 мкм. На основе поликариограмм для изученных видов составлены идиограммы (рис. 3, *А*, *Б*).

По нашим данным, изученные виды борца являются диплоидами, 2n=16 (рис. 1). Для *A. leucostomum* число хромосом определено нами впервые (Карташова и др., 1974). По литературным данным, *A. excelsum* является диплоидом, тогда как для *A. volubile* характерен полиплоидный ряд — 2n=16, 32, 64 (Хромосомные числа. . ., 1969).

В кариотипах *A. excelsum*, *A. leucostomum* и *A. volubile* все хромосомы на поликариограммах (рис. 2) распределяются по 5 группам, из которых 4 группы соответствуют 4 парам четко идентифицируемых хромосом: 1-я пара крупных метацентриков (у *A. excelsum* L^r=9.7—12.1, I^c=44.5—50.0;[1] у *A. leucostomum* L^r=9.8—12.6, I^c=44.5—50.0; у *A. volubile* L^r= =10.5—13.0, I^c=45.0—50.0); 2-я пара крупных субметацентриков (у *A. excelsum* L^r=7.6—9.1, I^c=29.0—39.0; у *A. leucostomum* L^r=7.6—9.6, I^c=27.5—36.5; у *A. volubile* L^r=8.7—10.3, I^c=27.5—39.0); 3-я пара средних по величине субметацентриков (у *A. excelsum* L^r=4.6—6.4, I^c=28.0—42.0; у *A. leucostomum* L^r=4.6—6.3, I^c=31.5—40.5; у *A. volubile* L^r=4.6—6.2, I^c=35.5—45.0); 8-я пара мелких субметацентриков (у *A. excelsum* L^r=2.6—3.8, I^c=19.0—37.5; у *A. leucostomum* L^r=2.6—3.7, I^c=23.0—39.0; у *A. volubile* L^r=2.2—3.3, I^c=21.5—39.0). Остальные четыре пары (4—7-я пары) составляют группу неиндентифицируемых хромосом. На поликариограммах эта группа образует «облако» с равномерным сгущением точек (у *A. excelsum* L^r=4.5—7.3%, I^c=11.0—27.5; у *A. leucostomum* L^r=4.3—6.7%, I^c=15.0—28.0; у *A. volubile* L^r=3.8—6.4; I^c=23.0—35.0).

В кариотипах *A. excelsum* и *A. leucostomum* одна пара хромосом в группе 4—7-й и 8-я пары имеют спутники, прикрепленные к короткому плечу. Они не всегда видны у обоих гомологов одновременно. У одних особей в наборе имеется одна хромосома со спутником, у других — 2, 3 или 4.

[1] L^r и I^c — всюду указаны в процентах.

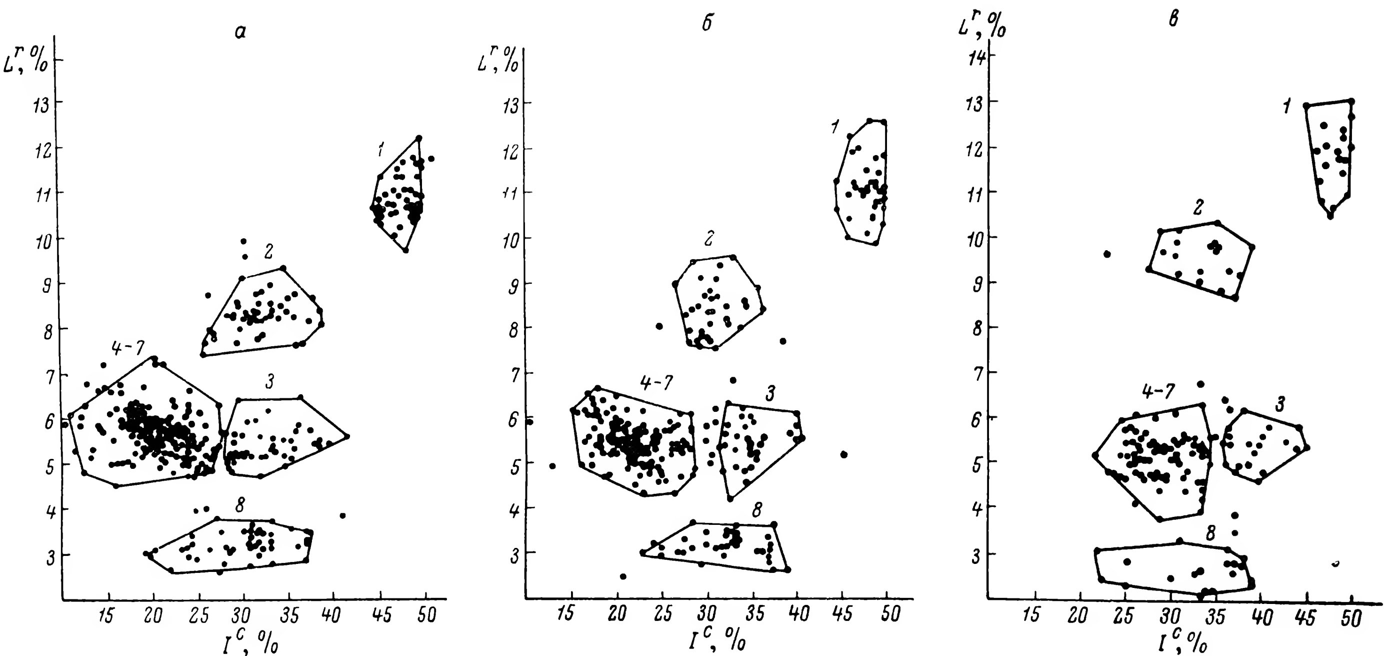


Рис. 2. Поликарпограммы трех видов *Aconitum*.

а — ***A. excelsum***, ***б*** — ***A.*** *leucostomum*, ***в*** — *A. volubile*; *по оси абсцисс* — центромерный индекс, *по оси ординат* — относительная длина: *1, 2, 3, 4—7, 8* — номера пар хромосом.

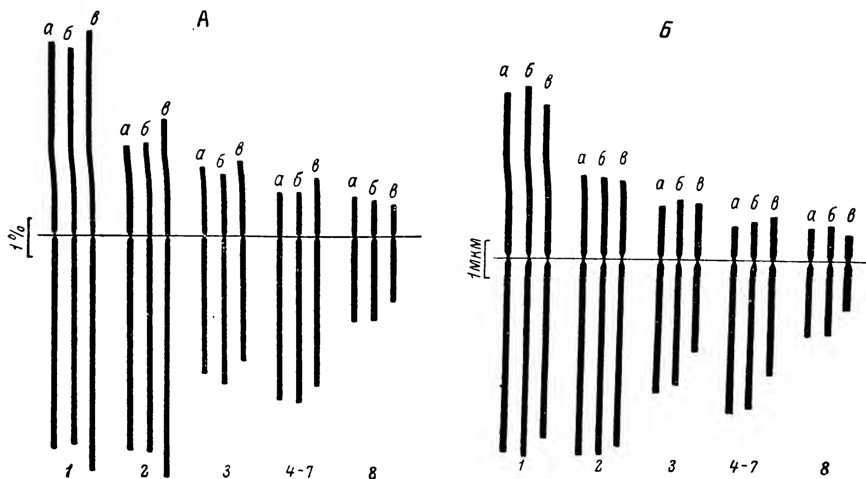


Рис. 3. Идиограммы трех видов *Aconitum*.

А — относительная длина L^r (%). *Б* — абсолютная длина (L^a) (мкм): *а* — *A. excelsum*; *б* — *A. leucostomum*, *в* — *A. volubile*; *1, 2, 3, 4—7*, — номера пар хромосом. На идиограммах спутники не обозначены.

В кариотипе *A. volubile* спутники имеются только у одной пары хромосом из группы 4—7-й. У 8-й пары хромосом спутники не отмечены.

У некоторых экземпляров *A. leucostomum* найдены по 1—2 В-хромосомы, которые намного меньше хромосом основного набора и имеют округлую или овальную форму с нечеткими центромерами.

Произрастающие на территории Советского Союза виды *Aconitum* входят в 4 секции. Изученные нами 3 вида борца относятся к двум секциям: *A. excelsum* и *A. leucostomum* — к секции *Lycoctonum*, а *A. volubile* — к секции *Napellus* (Штейнберг, 1937).

Сравнительно-кариологический анализ показал, что кариотипы *A. excelsum* и *A. leucostomum* очень сходны, что проявляется в полном совпадении их поликариограмм и идиограмм (рис. 2 и 3), в суммарной длине хромосом диплоидного набора, в наличии двух пар спутничных хромосом.

A. excelsum в СССР занимает обширную территорию — от западных областей европейской части до восточного Забайкалья. В различных частях ареала в пределах СССР он сильно варьирует по морфологическим признакам. Как отмечает В. Н. Ворошилов (1952), на такой большой территории с разнообразными внешними условиями происходила дифференциация этого вида, которая привела к возникновению новых видов. В частности, на основе морфологических и биологических признаков он выделяет в особый вид — *A. leucostomum*, форму, которая обитает в горах Алтая, Тянь-Шане, Тарбагатае и Джунгарском Алатау. Как показали наши исследования, в данном случае дифференциация *A. excelsum* происходила на основе таких изменений (генные мутации или небольшие хромосомные перестройки, которые не проявляются на соматических хромосомах. При этом различия между кариотипами могут быть столь незначительны, что в районах контакта этих двух видов постоянно возникают переходные формы; это неоднократно отмечалось в литературе (Ворошилов, 1952; Сергиевская, 1964).

По кариотипу *A. volubile* значительно отличается от двух предыдущих видов (рис. 3). Так, у *A. volubile* суммарная абсолютная длина хромосом меньше, чем у *A. excelsum* и *A. leucostomum*. Однако по относительной длине 1-я и 2-я пары хромосом *A. volubile* несколько превышают гомеологичные хромосомы *A. excelsum* и *A. leucostomum*. Наиболее резкие различия по абсолютной длине имеются у 3-й, 4—7-й и 8-й хромосомных пар. 3-я и 4—7-я хромосомные пары у *A. volubile* короче в основном за счет значительного укорочения длинных плеч, что обусловливает изменение центромерного индекса у этих хромосом по сравнению с гомеологичными

хромосомами *A. excelsum* и *A. leucostomum*. 8-я пара хромосом в наборе *A. volubile* как по абсолютной, так и по относительной длине меньше гомеологичных хромосом *A. excelsum* и *A. leucostomum*. Кроме того, 8-я пара хромосом у *A. volubile* не имеет спутников.

Таким образом, сравнение кариотипов видов одной и различных секций показывает, что вид, филогенетически более удаленный от двух других, значительно отличается от них и по структуре хромосом. Существенные различия идиограмм у видов борца, относящихся к секциям *Lycoctonum* и *Napellus*, наблюдал еще Г. А. Левитский (1931). Не возражая против выделения *A. leucostomum* в качестве самостоятельного вида на основании некоторых морфологических и биологических признаков, мы считаем нужным отметить отсутствие заметных различий между его кариотипом и кариотипом *A. excelsum*.

ЛИТЕРАТУРА

Ворошилов В. Н. (1952). Об аконите высоком и близких к нему видах на территории СССР. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 11. — Карташова Н. Н., Л. А. Малахова. (1973). Кариологический анализ спонтанного гибрида между двумя видами *Aconitum*. Генетика, IX, 7. — Карташова Н. Н., Л. А. Малахова, А. А. Козлова, Н. А. Дуброва. (1974). Числа хромосом у ряда полезных растений из природных популяций флоры Приобья. В кн.: Биология и биофизика. Материалы итоговой научной конференции по законченным в 1973 году темам. [ротапринт]. Томск. — Левитский Г. А. (1931). Морфология хромосом и понятие «кариотипа» в систематике. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 27, 1. — Малахова Л. А., А. А. Козлова, Н. Н. Карташова. (1975). Изучение хромосом дикорастущих растений Приобья. II. Полиморфизм спутничных хромосом *Aconitum excelsum* Reichb. Цитология, XVII, 3. — Павулсоне С. А., А. Б. Иорданский, В. М. Гиндилис. (1970). Сравнительный морфометрический анализ хромосом *Allium cepa* L. и *A. fistulosum* L. Генетика, VI, 2. — Сергиевская Л. П. (1964). Флора Западной Сибири, 12, 2. — Смирнов Ю. А. (1968). Ускоренный метод исследования соматических хромосом плодовых. Цитология, X, 12. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Федорова. Ан. А. — Штейнберг Е. И. (1937). Род *Aconitum* L. Флора СССР, VII.

Научно-исследовательский институт
биологии и биофизики
при Томском
государственном университете.

Получено 21 V 1974.

УДК 581.524.44 : 581.526. 53 (575.4)

В. Г. Каплин

СТРУКТУРА И ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ КОСТРОВО-СЕЛИНОВЫХ БЕЛОСАКСАУЛЬНИКОВ ВОСТОЧНЫХ КАРАКУМОВ (ТУРКМЕНСКАЯ ССР)

V. G. KAPLIN. STRUCTURE AND PECULIARITIES OF FORMATION OF HALOXYLON PERSICUM — ARISTIDA PENNATA — BROMUS TECTORUM COMMUNITIES OF THE EASTERNKARAKUM (TURKMENIA)

Приводятся данные по численности, характеру распределения, возрастному составу, состоянию, плодоношению и возобновлению популяций основных видов растений кострово-селиновых белосаксаульников, приуроченных в Восточных Каракумах к барханно-бугристым пескам. Популяции многолетников делятся на завершающие полный цикл развития в фитоценозе, или нормальные, и внедряющиеся. Среди популяций нормального типа по соотношению численности вегетативных и генеративных особей выделяются произрастающие в благоприятных, средних и малоблагоприятных условиях. Наибольшее значение в фитоценозе имеют популяции кустарников. Вследствие неоднородности местообитания в белосаксаульниках характер взаимоотношений популяций друг с другом и с условиями среды в разных участках фитоценоза различный; это является основной причиной формирования неоднородной горизонтальной структуры сообщества. В кострово-селиновых белосаксаульниках выделяются 4 типа

микрофитоценозов, связанных с определенными формами рельефа и степенью подвижности субстрата. Дана детальная характеристика каждого из микрофитоценозов, анализируются особенности их формирования. На основании проведенного анализа автор приходит к выводу, что кострово-селиновые белосаксаульники представляют собой одну из стадий экогенетических сукцессий в процессе зарастания подвижных песков.

Кострово-селиновые белосаксаульники (Haloxylon persicum—Aristida pennata—Bromus tectorum) изучались нами в Репетекском заповеднике в течение 1973—1974 гг. В условиях заповедника они приурочены к слабо- и полузакрепленным барханно-бугристым пескам, развитым преимущественно на крупных и средних грядах, и занимают 17% его площади (Гунин, Дарымов, Вейисов, 1972). До последнего времени в Восточных Каракумах из белосаксауловых сообществ наиболее детально исследовались илаковые белосаксаульники (Haloxylon persicum—Carex physodes) (Леонтьев, 1935; Михельсон, 1955; Гунин, Ишанкулиев, Тогызаев, 1972, и др.). Кострово-селиновые белосаксаульники оставались практически не изученными.

Методика исследований

Для детальных исследований был выбран пробный участок площадью 1 га. Дополнительные наблюдения проводились на прилежащей территории. Пробный участок расположен на крупной гряде высотой 20—25 м. В рельефе выражены участки барханных цепей длиной 20—30 м, занимающие около 2% площади участка, и прикустовые бугры под *Haloxylon persicum* и *Calligonum caput medusae*.[1] Эти бугры часто сливаются в группы. Группы прикустовых бугров в свою очередь вытянуты в цепи, ориентированные с ВСВ на ЗЮЗ. Расстояние между осями двух соседних цепей составляет 30—50 м. Между ними имеются понижения. Относительные превышения рельефа — 3—5 м.

Детальная съемка растительности пробного участка была выполнена в июне 1973 г.[2] Все деревья, кустарники, полудревесные растения и многолетние травы за исключением корнеотпрысковых наносились на план масштаба 1 : 200. Одновременно измерялись и заносились в таксационный журнал данные о высоте кустов, диаметре крон и стволов, высоте прикустовых бугров, отмечались состояние и плодоношение растений. Для оценки состояния популяций учитывали обилие сухих особей (в процентах) и среднее состояние вегетирующих (в баллах). Для оценки плодоношения отмечались численность плодоносящих особей (в процентах) и их среднее плодоношение (в баллах) (Каплин, Кандалова, 1975). Для учета выживаемости всходов и подроста деревьев, кустарников и полудревесных растений в апреле 1974 г. была проведена повторная съемка участка. Однолетние и корнеотпрысковые многолетние травы учитывались на площадках 50×50 см в апреле—мае 1974 г. Учеты численности доминирующих видов травянистых растений проводились также в мае—июне 1973 г. В работе данные по численности трав приводятся по наблюдениям 1974 года. При камеральной обработке подсчитывалась численность травянистых растений на 1 м² и определялась их встречаемость. Встречаемость выражалась процентом площадок, на которых отмечен данный вид, независимо от его численности. Для выявления обилия и характера распределения травянистых растений в подкроновых пространствах площадки закладывались на профилях от центра куста к периферии. При определении жизненной формы растений и возраста особей в популяциях многолетников мы руководствовались указаниями Нечаевой и др. (1973). В связи со сложностью методик определения возраста большинства пустынных многолетников все особи предварительно разбивались на классы с использованием вариационной кривой фактора, тесно связанного с возрастом (высота,

---

[1] Латинские названия растений приводятся по Н. Т. Нечаевой и др. (1973).

[2] Большую помощь в съемке нам оказали студенты Томского университета В. Беленков, Л. Гусева и В. Смирнов.

диаметр ствола, площадь проекции кроны и т. д.). Особое внимание уделялось максимальному возрасту особей в популяции и возрасту вступления их в генеративную фазу.

Состав популяций многолетних растений

За период исследований в кострово-селиновых белосаксаульниках обнаружен 41 вид растений; из них деревьев и кустарников — 10 видов, полудревесных растений — 3, многолетних трав — 10 и однолетних трав — 18 видов. Общая численность деревьев, кустарников и полудревесных растений в фитоценозе достигает 607 экз./га, а площадь, занятая их кронами, — 30% (см. табл. 5). Деревья представлены двумя видами — *Ammodendron conollyi* и *Eremosparton flaccidum*. Численность *A. conollyi* — 106 экз./га, сумма площадей проекций крон — менее 1%. Особи в возрасте 1—3 лет составляют 65%. Гибель подроста в возрасте 1 года достигает 50%, 2—3 лет — 6%. Общее состояние популяции удовлетворительное. Генеративных особей мало (12.1%). *E. flaccidum* в фитоценозе распространен спорадично со средней численностью 1 экз./га. Генеративных особей мало, плодоношение слабое. Сухих особей около 50%.

Среди кустарников доминирующее положение занимает *Haloxylon persicum*. Его численность — 147 экз./га, сумма площадей проекций крон — 19.4%. В популяции *H. persicum* заметно преобладание по численности особей в возрасте 1—2, 7—18 и старше 25 лет. Наибольшее значение в фитоценозе имеют особи старше 25 лет (табл. 1).Общее состояние популяции удовлетворительное. Численность сухих кустов незначительная. Плодоносит более 50% особей, плодоношение удовлетворительное.

ТАБЛИЦА 1

Таксационная характеристика популяции *Haloxylon persicum* в кострово-селиновом белосаксаульнике

Классы по площади проекций крон, м²	Средний возраст, лет	Численность вегетирующих кустов		Численность сухих кустов, экз./га	Средняя высота, м	Средняя площадь проекции кроны, м²	Сумма площадей проекций крон, м²/га	Среднее число стволов в кусте	Состояние, баллы	Численность плодоносящих кустов, %	Плодоношение, баллы
		экз./га	%								
До 0.1	1—2	47	32.0	1	0.2	0.03	1.4	1.0	3.1	0.0	0.0
0.1—1.5	3—6	9	6.1	0	1.3	0.8	7	1.4	3.4	22.2	1.8
1.6—7.0	7—12	29	19.7	0	1.9	3.6	104	3.8	3.3	85.8	2.2
7.1—15.0	13—18	21	14.3	1	2.5	10.2	224	6.5	3.4	90.6	3.2
15.1—21.0	19—25	12	8.2	1	2.7	19.0	247	10.0	3.4	100	3.3
Более 21.0	Старше 25	29	19.7	1	2.8	45.4	1362	14.3	3.2	100	2.9
Итого:		147	100	4	1.6	12.9	1945.4	5.8	3.2	59.0	2.8

Кандымы в кострово-селиновом белосаксаульнике представлены тремя видами: *Calligonum caput medusae*, *C. setosum* и *C. arborescens*. Последний редок. Наиболее многочислен *C. caput medusae*. Общее состояние его популяции удовлетворительное. Гибель подроста небольшая. Сухих особей 5 экз./га. Особи, вступившие в генеративную фазу, составляют более 50% (табл. 2).

Численность *C. setosum* незначительная (9 экз./га). Возобновление слабое. Общее состояние и плодоношение популяции удовлетворительное.

Несколько меньшую роль в фитоценозе играют *Ephedra strobilacea* и *Salsola richteri*. Численность *E. strobilacea* 57 экз./га, а площадь, занятая ее кронами, — 2.7%. В популяции преобладают кусты порослевой формы.

ТАБЛИЦА 2

Таксационная характеристика популяции *Calligonum caput medusae* в кострово-селиновом белосаксаульнике

Классы по площади проекций крон, м²	Средний возраст, лет	Численность вегетирующих кустов, экз./га	Численность вегетирующих кустов, %	Численность сухих кустов, экз./га	Средняя высота, м	Средняя площадь проекции кроны, м²	Сумма площадей проекций крон, м²/га	Состояние, баллы	Численность плодоносящих кустов, %	Плодоношение, баллы
До 0.2	1—2	17	33.3	0	0.4	0.02	0.3	3.8	0.0	0.0
0.3—8.0	3—11	14	27.4	1	1.9	2.8	42	3.3	87.5	2.3
8.1—16.0	12—20	12	23.6	1	2.3	11.9	155	2.9	90.0	2.9
Более 16.0	Старше 20	8	15.7	3	2.3	28.6	315	2.6	100	3.2
Итого:		51	100	5	1.6	9.1	512.3	3.2	55.3	2.8

Возобновление *E. strobilacea* слабое. Гибель подроста значительная. Общее состояние кустов хорошее, плодоношение удовлетворительное (табл. 3). Особи, вступившие в генеративную фазу, составляют 80.7%. В популяции заметно преобладают мужские экземпляры.

ТАБЛИЦА 3

Таксационная характеристика популяции *Ephedra strobilacea* в кострово-селиновом белосаксаульнике

Классы по площади проекций крон, м²	Средний возраст, лет	Численность вегетирующих кустов		Численность сухих кустов, экз./га	Численность кустов штамбовой формы, %	Средняя высота, м	Средняя площадь проекции кроны, м²	Сумма площадей проекций крон, м²/га	Состояние, баллы	Численность цветущих кустов, %			Цветение, баллы
		экз./га	%							мужских	женских	всего	
До 0.1	2—8	8	14.0	0	0.0	0.2	0.02	0.2	3.5	0.0	0.0	0.0	0.0
0.2—2.5	3—10	14	24.6	1	21.4	1.0	1.1	16	3.6	50.0	28.7	78.7	1.6
2.6—7.0	11—25	21	36.8	0	14.3	1.5	4.3	90	3.8	61.9	38.1	100	3.1
Более 7.0	Старше 25	14	24.6	0	0.0	1.7	11.9	167	3.6	71.5	28.5	100	3.4
Итого:		57	100	1	10.5	1.2	4.7	273.2	3.6	52.6	28.1	80.7	2.8

Численность *Salsola richteri* в фитоценозе — 57 экз./га, сумма площадей проекций крон — 1.2%. Общее состояние популяции удовлетворительное. Сухие особи встречаются редко. Возобновление слабое. В популяции преобладают кусты в возрасте 5—11 лет (49.2%). Плодносят все особи с 5-летнего возраста, однако плодоношение слабое. Кроме *S. richteri*, из многолетних солянок в фитоценозе встречаются отдельные экземпляры *Aellenia subaphylla*.

Из прочих кустарников в фитоценозе обычен *Astragalus paucijugus*. Численность его кустов — 117 экз./га, площадь, занятая кронами, — 0.2%. Общее состояние популяции удовлетворительное. Численность сухих кустов 9 экз./га. Возобновление хорошее, однако гибель подроста значительна. В возрасте 1 года гибнет около 90% особей, в возрасте 2 лет — до 50% и старше 3 лет — до 10% особей. В популяции преобладают особи в возрасте 1—3 лет. Численность плодоносящих кустов 11.3%, плодоношение хорошее.

Полукустарники в кострово-селиновом белосаксаульнике представлены 1 видом — *Smirnovia turkestana* — со средней численностью 28 экз./га. Генеративных особей 31%. Состояние популяции удовлетворительное, плодоношение нормальное.

Из полукустарничков в фитоценозе встречаются *Acanthophyllum korolkovii* и *A. elatius*. Численность *A. korolkovii* — 31 экз./га, *A. elatius* — 3. Состояние популяции *A. korolkovii* удовлетворительное, местами хорошее. Возобновление хорошее, гибель подроста значительна. В возрасте 1 года погибает около 80% особей. Плодоношение нормальное, у особей в возрасте 8—10 лет — обильное. Генеративных особей 35.5%.

Таким образом, рассмотренные выше популяции основных видов деревьев, кустарников и полудревесных растений в кострово-селиновом белосаксаульнике полностью проходят свой жизненный цикл — от прорастания до образования семян, что позволяет отнести их к нормальному типу (Работнов, 1945, 1950).

По Т. А. Работнову (1945, 1950), популяции нормального типа делятся по соотношению численности генеративных и вегетативных особей на произрастающие в благоприятных условиях (число генеративных особей большое), средних (число генеративных особей среднее) и малоблагоприятных (генеративных особей мало). При этом важно учитывать также общую численность и состояние популяции, соотношение числа вегетирующих и отмерших особей.

В благоприятных условиях произрастания находятся популяции *Haloxylon persicum*, *Ephedra strobilacea*, *Calligonum caput medusae* и *Salsola richteri*. Площадь, занятая кронами *H. persicum*, достигает 20, прочих видов — 1—5%. Популяции указанных видов характеризуются преобладанием средневозрастных и большим числом генеративных особей (более 50%). Состояние популяций хорошее или удовлетворительное.

Средние условия произрастания в фитоценозе складываются для популяций *Ammodendron conollyi*, *Calligonum setosum*, *Astragalus paucijugus*, *Acanthophyllum korolkovii* и *Smirnovia turkestana*. Площадь, занятая их кронами, менее 1.0%. Генеративных особей 10—50%. Состояние популяций удовлетворительное.

В малоблагоприятных условиях произрастания находятся популяции *Calligonum arborescens*, *Aellenia subaphylla* и *Acanthophyllum elatius*. Площадь, занятая их кронами, менее 0.1%. Генеративных особей мало. Состояние популяций удовлетворительное или плохое. Численность сухих особей местами достигает 50%.

Среди многолетних трав важную роль в фитоценозе играет *Aristida pennata*. Численность ее достигает 1950 экз./га, а площадь, занятая проекциями кустов, — 2.3%. В популяции преобладают особи в возрасте 3—4 лет (табл. 4). Общее состояние популяции удовлетворительное, местами хорошее; численность особей, вступивших в генеративную фазу, высокая (66.2%). Возобновление нормальное. Условия произрастания *A. pennata* в кострово-селиновом белосаксаульнике благоприятные.

ТАБЛИЦА 4

Таксационная характеристика популяции *Aristida pennata* в кострово-селиновом белосаксаульнике

Классы по диаметру крон, м	Средний возраст, лет	Численность вегетирующих кустов		Средняя высота, м	Средняя площадь проекции куста, м²	Сумма площадей проекций кустов, м²/га	Состояние, баллы	Численность плодоносящих кустов, %	Плодоношение, баллы
		экз./га	%						
До 0.20	1—2	227	11.6	0.14	0.02	5	3.1	8.7	2.0
0.21—0.40	3—4	1042	53.3	0.28	0.08	83	3.5	57.4	1.7
0.41—0.60	5—7	598	30.7	0.39	0.17	102	3.4	99.0	2.9
0.61—0.80	8—10	62	3.2	0.48	0.46	28	3.3	94.0	3.6
Более 0.80	Старше 10	24	1.2	0.55	0.55	13	3.4	100	4.1
Итого:		1953	100	0.31	0.12	231	3.4	66.2	2.4

Двудольные многолетники из семейства зонтичных в кострово-селиновом белосаксаульнике представлены тремя видами: *Ferula litvinoviana*, *Dorema sabulosum* и *Schumannia karelinii*. Популяции *F. litvinoviana* и *S. karelinii* — нормального типа, *D. sabulosum* внедряющегося (Работнов, 1945). Условия произрастания *F. litvinoviana* — благоприятные, *S. karelinii* — средние. Численность *F. litvinoviana* — 336, *S. karelinii* — 4, *D. sabulosum* — 1 экз./га. В связи с благоприятными метеорологическими условиями весны 1974 г. практически все особи *F. litvinoviana*, потенциально готовые к плодоношению, вступили в генеративную фазу и обильно плодоносили. Численность особей, вступивших в генеративную фазу, в популяции *F. litvinoviana* в кострово-селиновом белосаксаульнике составляет 60.7% . *F. litvinoviana* цветет и плодоносит в возрасте 10—12 лет (Нечаева и др., 1973). Раскопки показали, что наиболее крупные экземпляры *F. litvinoviana* в фитоценозе имели возраст 18—20 лет. Общее состояние популяции удовлетворительное, местами хорошее. В популяции *S. karelinii* преобладают особи в возрасте 3—5 лет. Встречаются отдельные 10—12-летние экземпляры. Состояние популяции хорошее, плодоношение удовлетворительное. *D. sabulosum* представлена в фитоценозе отдельными вегетирующими особями моложе 4—6 лет.

Из прочих многолетних трав следует отметить *Astragalus chivensis*. Численность его — 11 экз./га. В популяции преобладают 3—5-летние особи. Общее состояние популяции хорошее. Все особи старше 3 лет, как правило, хорошо плодоносят.

Корнеотпрысковые многолетние травы *Tournefortia sogdiana*, *Heliotropium arguzioides* и *Jurinea derderioides*, корневищный многолетник *Carex physodes* и все однолетние травы распределены в фитоценозе мозаично и будут рассмотрены в связи с его горизонтальной структурой. Однако отметим, что условия произрастания *T. sogdiana* и *H. arguzioides* благоприятные, *J. derderioides* — малоблагоприятные. Популяция *C. physodes* в фитоценозе — внедряющегося типа.

Горизонтальная структура фитоценоза

Кустарники в фитоценозе распределены неравномерно и формируют ряд микрофитоценозов (Иванова и др., 1963). Ранее мы указали, что в сложившихся черносаксауловых сообществах Восточных Каракумов, развивающихся в гомогенных экотопах, основной причиной формирования микрофитоценозов является пространственная неоднородность возрастной структуры популяции эдификатора (Каплин, Кандалова, 1975). Иными словами, микрофитоценозы в данном случае обусловлены ценобиотически (Раменский, 1937) и связаны с неодинаковым влиянием микропопуляций эдификатора сообщества — черного саксаула — на популяции других видов растений в фитоценозе. Кострово-селиновые белосаксаульники характеризуются неоднородностью условий обитания, связанной с эоловой деятельностью. Это определяет различный характер взаимоотношений популяций друг с другом и с условиями среды в разных участках фитоценоза и является одной из основных причин формирования микрофитоценозов.[3] По Л. Г. Раменскому (1937), такая мозаичность относится к экологической или экотопической.

В изученном кострово-селиновом белосаксаульнике нами выделены 4 основных типа микрофитоценозов, четко связанных с формами рельефа и степенью подвижности субстрата. По участкам барханных цепей и верхним частям склонов цепей прикустовых бугров, для которых характерен интенсивный перенос песка, формируются селиново-белосаксауловые микрофитоценозы с *Calligonum caput medusae* и *Heliotropium arguzioides*.

[3] На основе имеющихся в настоящее время данных мы относим рассматриваемые кострово-селиновые белосаксаульники к мозаичным сообществам, состоящим из серии микрофитоценозов.

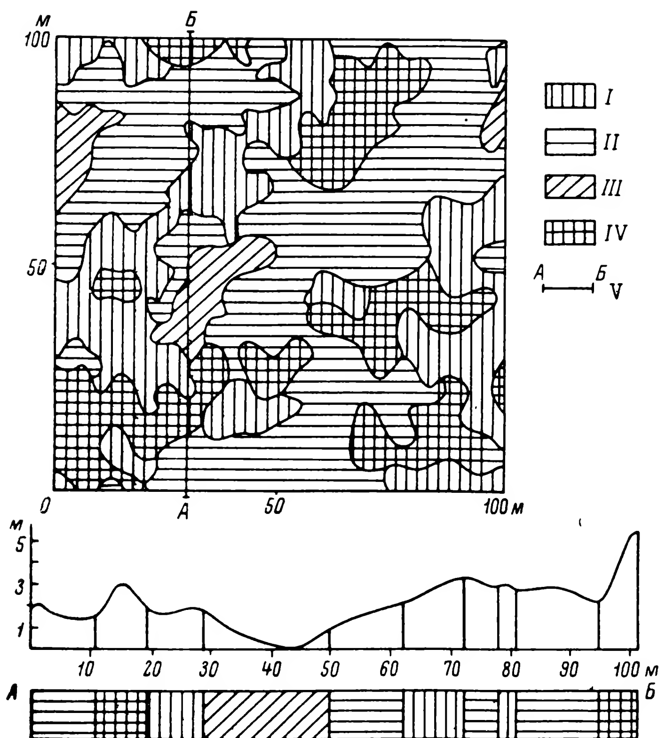


Рис. 1. Горизонтальная структура одного из участков кострово-селинового белосаксаульника и профильный разрез по линии *А—Б*.

Микрофитоценозы: *I* — селиново-белосаксауловый с *Calligonum caput medusae* и *Heliotropium arguzioides*, *II* — кострово-селиново-белосаксауловый с *Tournefortia sogdiana*, *III*—кострово-белосаксауловый, *IV* — разнотравно-кострово-белосаксауловый, *V* — линия профиля.

Местами на барханных цепях *H. arguzioides* отсутствует, однако такие участки занимают не более 1—2% площади фитоценоза. Нижние части склонов и слабо выраженные понижения, где подвижность субстрата меньше, заняты преобладающими по площади кострово-селиново-белосаксауловыми микрофитоценозами с *Tournefortia sogdiana*. Днища хорошо выраженных понижений и группы прикустовых бугров отличаются слабым переносом песка. На днищах формируются кострово-белосаксауловые, в группах прикустовых бугров — разнотравно-кострово-белосаксауловые микрофитоценозы (рис. 1).

Селиново-белосаксауловый микрофитоценоз с кандымом и гелиотропом (Haloxylon persicum+Calligonum caput medusae—Aristida pennata—Heliotropium arguzioides) занимает 26.7% площади пробного участка (рис. 1). Растительный покров разреженный и характеризуется преобладанием видов, приспособленных к жизни в подвижных песках (рис. 2). Площадь, занятая проекциями крон многолетних растений, не превышает 17%. Только в данном микрофитоценозе сумма площадей проекций крон *Calligonum caput medusae* и *Haloxylon persicum* одинаковы (табл. 5). Возобновление указанных кустарников хорошее. Численность всходов *C. caput medusae* — 0.4, *H. persicum* — 1.4 экз./м^2 (табл. 6). Однако гибель всходов *H. persicum* здесь в 3 раза выше, чем у *C. caput medusae*. Среди прочих древесных и полудревесных растений оптимальные условия обитания в селиново-белосаксауловом микрофитоценозе по сравнению с другими микрофитоценозами складываются для таких псаммофитов, как *Acanthophyllum conollyi*, *A. korolkovii* и *A. elatius*.

Среди многолетних трав важную роль в микрофитоценозе играют *Heliotropium arguzioides* и *Aristida pennata*, встречающиеся здесь чаще, чем в других микрофитоценозах. Площадь, занятая проекциями кустов



Рис. 2. Горизонтальные проекции крон деревьев, кустарников, полудревесных растений и кустов *Aristida pennata* в микрофитоценозах кострово-селинового белосаксаульника.

1 — *Haloxylon persicum*, 2 — *Calligonum caput medusae*, 3 — *C. setosum*, 4 — *Ephedra strobilacea*, 5—*Salsola richteri*, 6—*Ammodendron conollyi*, 7—*Astragalus paucijugus*, 8—*Acanthophyllum korolkovii*, 9 — *Aristida pennata*, 10 — сухие кустарники; *I*, *II*, *III*, *IV* — то же, что на рис. 1.

A. pennata, составляет 4.1%, в то время как у *H. persicum* и *C. caput medusae* она не превышает 4.0% (табл. 5). Интересно отметить, что в микропопуляции *A. pennata* в микрофитоценозе заметно преобладают 5—7-летние кусты, составляющие 46.2%. В микропопуляции немногочисленной здесь *Ferula litvinoviana* также преобладают особи старших возрастов (табл. 7). Численность *Astragalus chivensis* — 30 экз./га, в других микрофитоценозах он редок.

Ввиду высокой подвижности субстрата однолетние травы в микрофитоценозе немногочисленны и встречаются спорадично. Среди них практически невозможно выделить доминанты. Встречаемость большинства однолетников значительно меньше 50% (табл. 6). Наибольшего развития в микрофитоценозе достигают летние однолетники. Здесь они составляют более 70% от общей численности однолетних трав. Подвижные пески с редкой растительностью отличаются повышенными запасами влаги, что обеспечивает развитие трав, вегетирующих в летний период. Среди них в селиново-белосаксауловом микрофитоценозе обычна *Corispermum papillosum* (табл. 6). Из менее распространенных трав характерны такие летние псаммофиты, как *Horaninowia minor*, *Agriophyllum minus*, *Heliotropium*

ТАБЛИЦА 5

Численность и сумма площадей проекций крон деревьев, кустарников, полудревесных растений и многолетних трав в кострово-селиновом белосаксаульнике

Растения	Микрофитоценозы								В среднем по фитоценозу	
	селиново-белосаксауловый с кандымом и гелиотропом		кострово-селиново-белосаксауловый с турнефорцией		кострово-белосаксауловый		разнотравно-кострово-белосаксауловый			
	численность, экз./га	сумма площадей проекций крон, м²/га	численность, экз./га	сумма площадей проекций крон, м²/га	численность, экз./га	сумма площадей проекций крон, м²/га	численность, экз./га	сумма площадей проекций крон, м²/га	численность, экз./га	сумма площадей проекций крон, м²/га
Деревья										
Ammodendron conollyi	165	120	111	71	39	70	40	66	106	83
Eremosparton flaccidum	2	0.2	1	0.1	—	—	—	—	1	0.1
Итого:	167	120.2	112	71.1	39	70	40	66	107	83.1
Кустарники										
Calligonum caput medusae	38	395	35	219	137	926	81	1156	51	512
C. setosum	—	—	9	13	39	80	14	17	9	14
Haloxylon persicum	71	399	161	885	215	1877	193	6007	147	1945
Ephedra strobilacea	30	144	61	302	137	922	63	226	57	273
Salsola richteri	64	144	39	65	156	297	63	143	57	116
Astragalus paucijugus	75	2	196	33	39	31	22	3	117	24
Итого:	278	1084	501	1517	723	4133	436	7552	438	2884
Полукустарники и полукустарнички										
Smirnovia turkestana	6	2	47	12	69	18	5	1	28	7
Acanthophyllum korolkovii	56	10	28	7	—	—	14	9	31	8
A. elatius	11	7	—	—	—	—	—	—	3	2
Итого:	73	19	75	19	69	18	19	10	62	17
Многолетние травы										
Aristida pennata	2896	411	2400	228	508	107	229	37	1953	231
Astragalus chivensis	30	4	4	0.5	2	0.2	—	—	11	1
Ferula litvinoviana	154	21	300	42	1133	130	445	60	336	45
Schumannia karelinii	—	—	2	< 0.1	39	1	4	0.1	4	0.1
Dorema sabulosum	—	—	—	—	—	—	4	1	1	0.2
Итого:	3080	436	2706	270.6	1682	238.2	682	98	2305	277.3

ТАБЛИЦА 6

Численность и встречаемость трав и всходов кустарников в межкроновых пространствах в микрофитоценозах кострово-селинового белосаксаульника (данные для 95 площадок по 0.25 м²)

Растения	Микрофитоценозы							
	селиново-бело-саксауловый с кандымом и гелиотропом		кострово-се-линово-бело-саксауловый с турнефор-цией		кострово-бело-саксауловый		разнотравно-кострово-бе-лосаксауло-вый	
	числен-ность, экз./м²	встре-чае-мость, %	чис-лен-ность, экз./м²	встре-чае-мость, %	числен-ность, экз./м²	встре-чае-мость, %	чис-лен-ность, экз./м²	встре-чае-мость, %
Всходы кустарников								
Calligonum caput medusae	0.4	7.8	0.2	6.1	0.3	10.0	0.2	3.0
Haloxylon persicum	1.4	21.6	3.8	59.2	2.4	40.0	0.8	10.0
Итого:	1.8	29.4	4.0	63.7	2.7	50.0	1.0	13.0
Многолетние травы								
Aristida pennata (всходы)	1.2	21.6	3.2	45.0	0.2	5.0	0.4	10.0
Carex physodes	—	—	0.2	5.0	0.5	10.0	0.1	2.0
Heliotropium arguzioides	2.4	37.3	0.1	5.0	—	—	—	—
Tournefortia sogdiana	0.1	2.2	6.4	81.8	0.8	20.0	—	—
Jurinea derderioides	—	—	<0 .1	1.0	< 0.1	1.2	—	
Итого:	3.7	49.0	9.9	90.8	1.6	30.0	0.5	12.0
Однолетние травы								
Ранневесенние								
Bromus tectorum	1.9	9.8	149.2	95.6	872.4	100	523.2	10.0
Malcolmia circinnata	0.3	7.9	0.1	2.0	7.6	60.0	18.4	40.0
Lappula semiglabrum	0.1	7.9	1.1	18.2	5.6	30.0	10.4	60.0
Euphorbia turczaninovii	0.1	1.1	0.5	13.6	0.1	5.0	—	—
Итого:	2.4	11.8	150.9	95.6	885.7	100	552.0	100
Средневесенние								
Senecio subdentatus	—	—	1.1	18.2	16.4	70.0	26.4	90.0
Cutandia memphitica	0.1	2.0	14.3	54.5	90.2	75.2	45.2	90.0
Spirorhynchus sabulosus	—	—	0.2	4.6	0.1	5.0	0.4	10.0
Итого:	0.1	2.0	15.6	63.7	106.7	100	72.0	100
Раннелетние								
Lipskyella annua	0.3	7.9	0.2	4.1	—	—	—	—
Corispermum papillosum	6.1	45.1	67.8	81.8	52.0	90.0	5.2	50.0
Salsola praecox	0.2	3.9	0.5	13.6	1.8	45.0	0.4	10.0
Heliotropium micranthus	0.8	19.6	0.2	6.1	0.2	5.0	—	—
Citthareloma lehmannii	0.5	11.8	2.4	22.8	0.8	10.0	0.5	10.0
Итого:	7.9	53.0	71.1	86.4	54.8	100	6.1	50.0
Летние								
Horaninowia minor	0.2	2.6	—	—	—	—	—	—
Salsola sogdiana	—	—	< 0.1	< 1.0	< 0.1	< 1.0	—	—
Dantonia forskahlei	0.1	1.3	2.4	40.8	0.4	10.0	0.2	3.0
Итого:	0.3	3.9	2.5	41.8	0.5	11.0	0.2	3.0
Летне-осенние								
Euphorbia cheirolepis	0.2	3.9	0.2	6.1	0.8	10.0	—	—
Agriophyllum minus	0.2	3.9	—	—	—	—	—	—
Итого:	0.4	7.8	0.2	6.1	0.8	10.0	—	—
Всего:	16.6	80.4	254.2	100	1052.8	100	631.8	100

ТАБЛИЦА 7

Численность и возрастной состав популяции *Ferula litvinoviana* в кострово-селиновом белосаксаульнике.

Возрастные группы	Микрофитоценозы								В среднем по фитоценозу	
	селиново-белосаксауловый с кандымом и гелиотропом		кострово-селиново-белосаксауловый с турнефорцией		кострово-белосаксауловый		разнотравно-кострово-белосаксауловый			
	экз./га	%	экз./га	%	экз./га	%	экз./га	%	экз./га	%
Особи, не вступившие в генеративную фазу (до 10—12 лет)	56	36.4	102	34.0	625	55.2	171	38.4	132	39.3
Особи, вступившие в генеративную фазу (старше 10—12 лет)	98	63.6	198	66.0	508	44.8	274	61.6	204	60.7
Итого:	154	100	300	100	1133	100	445	100	336	100

micranthus и *Lipskyella annua*, редко встречающиеся в других микрофитоценозах. Важной особенностью селиново-белосаксаулового микрофитоценоза является слабое отличие межкроновых и подкроновых травянистых группировок. Интенсивный перенос песка препятствует формированию прикустовых пятен. Лишь в центральных частях подкроновых участков несколько повышается численность *C. papillosum*, *Cutandia memphitica*, *Bromus tectorum* и реже *Malcolmia circinnata*.

Кострово-селиново-белосаксауловый микрофитоценоз с турнефорцией (Haloxylon persicum—Aristida pennata—Tournefortia sogdiana—Bromus tectorum) занимает 46% площади участка (рис. 1). Подвижность субстрата здесь меньше, чем в селиново-белосаксауловом микрофитоценозе. Площадь, занятая кронами многолетних растений, составляет 18—19%, из них около половины приходится на *H. persicum* (табл. 5). В микрофитоценозе преобладают 1—2- и 7—11-летние особи *H. persicum*. Возобновление *H. persicum* здесь лучше, чем в других микрофитоценозах. Гибель подроста в возрасте 1—2 лет не превышает 70%. Наибольшая численность всходов весной 1974 г. достигала 15—20 экз./м^2 и отмечалась по периферии подкроновых участков (табл. 8). Несколько менее распространены в микрофитоценозе *Ephedra strobilacea* и *Calligonum caput medusae*.

Среди прочих кустарников оптимальные условия обитания в микрофитоценозе складываются для *Astragalus paucijugus*, где его численность в 1.5 раза выше, чем в среднем по фитоценозу (табл. 5). Гибель особей *A. paucijugus* старше 3 лет здесь отмечалась реже, чем в других микрофитоценозах. Из кустарников, характерных для закрепленных песков, необходимо отметить появление *Calligonum setosum*. Численность *Ammodendron conollyi* и *Eremosparton flaccidum* в микрофитоценозе несколько снижается в связи с большей закрепленностью субстрата.

Своеобразен состав многолетних трав. *Heliotropium arguzioides* сменяет *Tournefortia sogdiana*, равномерно и в значительной численности встречающуюся в межкроновых пространствах. Встречаемость *T. sogdiana* превышает 80% (табл. 6). Роль *Aristida pennata* здесь несколько снижается. Площадь, занятая проекциями ее кустов, не превышает 2.3%. Несколько более обычной становится *Ferula litvinoviana*. Интересно отметить появление *Schumannia karelinii* и *Carex physodes*. Появление *C. physodes* свидетельствует о прогрессивном зарастании песков.

Состав, численность и встречаемость однолетников также меняются. Летние однолетники уступают по численности весенним, среди которых преобладает *Bromus tectorum* (табл. 6). Общая встречаемость трав достигает 100%. Чаще встречается *Corispermum papillosum*, но ее состояние хуже, чем в вышеописанном микрофитоценозе. Более обычной становится

ТАБЛИЦА 8

Численность и распределение травянистых растений и всходов белого саксаула под кронами кустарников в кострово-селиново-белосаксауловом микрофитоценозе с турнефорцией (данные 38 площадок по 0.25 $м^2$ на 8 профилях)

Вид	Кустарники														
	Haloxylon persicum, 15—20 лет							*Calligonum caput medusae*, 8—10 лет				*Ephedra strobilacea*, 15—20 лет			
	подкроновое пространство				межкроновое пространство			подкроновое пространство		межкроновое пространство		подкроновое пространство		межкроновое пространство	
	0—0.5 *	0.5—1.0	1.0—1.5	1.5—2.0	2.0—2.5	2.5—3.0	3.0—3.5	0—0.5	0.5—1.0	1.0—1.5	1.5—2.0	0—0.5	0.5—1.0	1.0—1.5	1.5—2.0
Bromus tectorum	0	0	20	206	156	24	40	148	96	78	72	872	72	132	94
Cutandia memphitica	0	0	2	14	28	6	2	0	0	2	34	24	58	68	8
Senecio subdentatus	0	0	0	2	2	0	0	2	0	2	0	4	0	4	2
Corispermum papillosum	0	0	0	0	2	4	14	28	6	18	6	2	10	14	16
Lappula semiglabrum	0	0	0	4	12	0	0	6	2	0	0	12	0	0	0
Malcolmia circinnata	0	0	0	12	2	0	0	2	2	4	2	0	0	0	0
Salsola praecox	0	0	0	0	0	4	2	0	0	0	0	4	4	2	2
Spirorhynchus sabulosus	0	0	0	0	2	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
Haloxylon persicum **(всходы)**	0	0	2	4	4	4	4	2	22	6	9	4	4	14	0
Итого:	0	0	24	242	208	42	62	192	128	110	123	922	148	234	122

* Расстояние от центра куста в метрах.

Cutandia memphitica, *Dantonia forskahlei*, *Euphorbia turczaninovii* и *Cithareloma lehmannii* достигают в микрофитоценозе максимальной численности. Состояние *C. lehmannii*, как и *C. papillosum* лучше на участках с более подвижным субстратом.

Ввиду значительной подвижности песка подкроновые пятна формируются лишь под *H. persicum* и *C. caput medusae*, имеющих возраст больше 10—15 лет, с прикустовыми буграми высотой до 1.5 м. Влияние *H. persicum* и *C. caput medusae* моложе 10—15 лет и *E. strobilacea* на травяную растительность заметно только в центральных частях подкроновых участков, где численность трав увеличивается. Под кустами *H. persicum* и реже *C. caput medusae* старше 15—20 лет с хорошо развитой густой кроной диаметром 5—6 м образуется уплотненная песчаная корочка и максимальная численность трав наблюдается по периферии пятен. В центральной части пятен под *H. persicum* местами хорошо выражены мертвопокровные участки (табл. 8). Под кронами обычны *B. tectorum*, *C. memphitica*; характерны *Malcolmia circinnata*, *Lappula semiglabrum*, *Salsola praecox*, *Spirorhynchus sabulosus* и *Senecio subdentatus*. Численность и характер распределения трав в подкроновых пятнах показаны в табл. 8.

Кострово-белосаксауловый микрофитоценоз (Haloxylon persicum — Bromus tectorum) занимает 5.1% площади участка (рис. 1). Растительный покров довольно густой (рис. 2). Площадь, занятая кронами многолетников, составляет 45%, при этом 18.8% приходится на *Haloxylon persicum*. Возобновление его нормальное. Численность всходов 2—4 экз./м^2, что в 1.5—5 раз ниже, чем в кострово-селиново-белосаксауловом микрофитоценозе. Однако гибель всходов здесь меньше. Кострово-белосаксауловый микрофитоценоз оптимален для *Ephedra strobilacea*, *Calligonum setosum* и *Smirnovia turkestana*. Здесь их численность в 2.5—3 раза выше, чем в среднем по фитоценозу (табл. 5). Интересно, что в этом микрофитоценозе в микропопуляции *Astragalus paucijugus* и *Ammodendron conollyi* преобладают особи старших возрастов.

Ввиду слабой подвижности субстрата прикустовые бугры не выражены. Из многолетних трав преобладают эфемероиды. Особенно многочисленна *Ferula litvinoviana* (табл. 7). Более обычной становится *Schumannia karelinii*. Длительно вегетирующий злак *Aristida pennata* встречается реже (табл. 5). Корневищный эфемероид *Carex physodes* местами образует пятна площадью 1—2 м^2; генеративные особи его не обнаружены.

Для однолетников также характерно господство видов, вегетирующих в короткий весенний период. Встречаемость однолетних трав высокая. Подкроновые группировки хорошо выражены (табл. 9). В межкроновых пространствах, кроме *Bromus tectorum* обычны *Corispermum papillosum*, *Senecio subdentatus*, *Malcolmia circinnata*, *Lappula semiglabrum* и др. (табл. 6). Чаще, чем в других микрофитоценозах, встречается *Euphorbia cheirolepis*. В подкроновых пятнах максимальная численность трав наблюдается по их периферии. Под кустами *Calligonum caput medusae* и *E. strobilacea* трав значительно больше, чем под кронами *H. persicum*. Под *H. persicum* старше 20 лет местами встречаются мертвопокровные участки.

Разнотравно-кострово-белосаксауловый микрофитоценоз (Haloxylon persicum — Bromus tectorum+Ephemerae) занимает 22.2% площади пробного участка (рис. 1). Растительный покров густой (рис. 2, *IV*). Площадь, занятая кронами кустарников, значительно превышает площадь межкроновых пространств, достигая 76% (табл. 5). Важнейшую роль в микрофитоценозе играет *Haloxylon persicum*, где его кронами занято 60% площади. Несколько меньше распространен *Calligonum caput medusae*. Около половины особей *H. persicum* в микрофитоценозе старше 25 лет. Средняя площадь проекции кроны таких кустов — 50 м^2; они сильно засыпаны, с прикустовыми буграми высотой 3—5 м. В каждом кусте в среднем насчитывается до 20 стволов. Для микропопуляции *C. caput medusae* также характерно преобладание особей старших возрастов. Кусты его старше 20 лет составляют более 30%. Возобновление *H. persicum* и *C. caput medusae* удовлетворительное. Численность всходов обычно не превышает 1—

ТАБЛИЦА 9

Численность и распределение травянистых растений и всходов белого саксаула под кронами кустарников в кострово-белосаксауловом микрофитоценозе (экз./м²) (данные 27 площадок по 0.25 м² на 4 профилях)

Вид	Кустарники												
	Haloxylon persicum, 20 лет							*Calligonum caput medusae*, 15—20 лет					
	подкроновое пространство					межкроновое пространство		подкроновое пространство				межкроновое пространство	
	0—0.5 *	0.5—1.0	1.0—1.5	1.5—2.0	2.0—2.5	2.5—3.0	3.0—3.5	0—0.5	0.5—1.0	1.0—1.5	1.5—2.0	2.0—2.5	2.5—3.0
Bromus tectorum	44	4	24	86	382	656	860	204	500	324	912	1046	535
Cutandia memphitica	0	0	0	0	0	4	8	44	156	4	4	2	4
Senecio subdentatus	2	0	2	8	48	14	16	14	4	8	38	8	2
Malcolmia circinnata	0	0	0	6	26	10	5	4	2	4	10	8	14
Lappula semiglabrum	0	0	0	4	26	6	4	40	18	2	10	12	6
Salsola praecox	0	0	0	2	12	8	10	0	0	0	2	0	0
Corispermum papillosum	0	0	4	2	2	10	18	0	0	2	2	4	2
Spirorhynchus sabulosus	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0
Haloxylon persicum (всходы)	4	2	2	0	2	2	0	0	0	4	2	0	0
Итого:	50	6	32	108	499	710	921	306	680	348	982	1080	563

* Расстояние от центра куста в метрах.

2 экз./м². Гибель всходов не высокая (30—70%). Из прочих кустарников весьма характерен *Calligonum setosum*.

Роль многолетних трав в микрофитоценозе ввиду их низкой численности нзначительна. Так же, как и в кострово-белосаксауловом микрофитоценозе, среди них преобладает *Ferula litvinoviana*.

По данным Е. Г. Михельсон (1955), почвы прикустовых бугров в зарастающих песках до глубины 1.5 м имеют влажность менее 1% в течение всего года. Глубина промачивания почв зимне-весенними осадками под кустами с густой кроной часто не превышает 10—15 см, а между кустами в группах бугров — 15—25 см. Это сказывается на составе жизненных форм однолетников. Среди них по численности резко преобладают ранне- и средневесенние травы. Численность трав, вегетирующих в летний период, составляет около 1% (табл. 6).

В разнотравно-кострово-белосаксауловом микрофитоценозе благодаря густой растительности перенос песка практически отсутствует и в почву ежегодно поступает значительная масса опада, что приводит к обогащению верхних горизонтов питательными веществами и формированию на ее поверхности уплотненной корочки. В связи с этим состав однолетников здесь разнообразен, но среди них редки виды, характерные для подвижных песков.

Однолетники в микрофитоценозе распределены неравномерно и формируют подкроновые и межкроновые группировки. По площади преобладают подкроновые группировки. Чи-

сленность *Bromus tectorum* и *Cutandia memphitica*, как в подкроновых, так и в межкроновых пространствах разнотравно-кострово-белосаксаулового микрофитоценоза уменьшается по сравнению с кострово-белосаксауловым, в то время как численность *Malcomia circinnata* и *Senecio subdentatus* увеличивается почти в 2 раза. *M. circinnata* и *S. subdentatus* в период цветения создают аспект.

Структура подкроновых пятен в общих чертах совпадает с таковой в кострово-белосаксауловом микрофитоценозе. Важно отметить появление в подкроновых пятнах *H. persicum* галофитов — *Schismus arabicus* и *Kochia odontoptera* (табл. 10).

ТАБЛИЦА 10

Численность и распределение травянистых растений и всходов кустарников под кронами *Haloxylon persicum* (25—30 лет) в разнотравно-кострово-белосаксауловом микрофитоценозе (экз./м²) (данные 45 площадок по 0.25 м² на 4 профилях)

Вид	Подкроновое пространство			Межкроновое пространство	
	0—1.0 *	1.0—2.0	2.0—3.0	3.0—4.0	4.0—5.0
Bromus tectorum	18.0	120.5	168.5	343.5	447.0
Cutandia memphitica	0	1.0	2.0	37.5	22.5
Senecio subdentatus	6.5	59.5	92.5	46.5	28.0
Malcolmia circinnata	0	6.5	9.5	37.0	11.5
Lappula semiglabrum	0	2.5	10.5	14.5	9.5
Salsola praecox	0	1.5	9.5	1.5	0.5
Corispermum papillosum	0	0	2.5	2.0	2.0
Spirorhynchus sabulosus	0	0	1.0	0	0
Schismus arabicus	0	2.0	0.5	0.5	0
Kochia odontoptera	0	0.5	0	0	0
Calligonum sp. sp. (всходы)	0.5	0	0	0.5	0
Haloxylon persicum (всходы)	0	1.5	2.0	0.5	1.0
Salsola richteri (всходы)	0	0	0	1.0	0
Итого:	25.0	195.5	298.5	485.0	522.0

* Расстояние от центра куста в метрах.

Из трав, не приуроченных к определенному микрофитоценозу, отметим редко встречающийся многолетний паразит *Cistanche flava*.

Особенности формирования фитоценоза

В общих чертах процесс формирования кострово-селиновых белосаксаульников описан нами ранее (Каплин, 1976). В указанной работе отмечалось, что растительные сообщества на подвижных песках Восточных Каракумов по мере их закрепления образуют ряд экогенетических смен (Сукачев, 1972).

По В. А. Дубянскому (1928), в Восточных Каракумах можно выделить три стадии эволюции песков: пески, практически не затронутые эоловой деятельностью, барханные и бугристые. Важнейшую роль в эволюции барханных песков Дубянский отводит кандымам *Calligonum caput medusae* и *C. arborescens*. Крупные кусты кандымов задерживают участки барханных цепей, испытывающих поступательно-колебательное движение (Вейисов, 1969), разбивают их и превращают в ряд неподвижных бугров и отрезков цепей. При этом скорость движения и высота цепей снижаются. Это способствует поселению в таких местообитаниях растений, характерных для более закрепленных песков, и увеличению их общей численности.

В естественных условиях Репетекского заповедника кострово-селиновые белосаксаульники на барханно-бугристых песках сменяют кострово-селиновые кандымники (Calligonum caput medusae—Aristida pennata—Bro-

mus tectorum) на барханно-мелкобугристых песках. Площадь, занятая барханами в кострово-селиновых кандымниках, в 4—5 раз больше и достигает 20% (Гунин, Дарымов, Вейисов, 1972), а интенсивность перемещения песка в 1.5 раза выше (Вейисов, 1969), чем в кострово-селиновых белосаксаульниках. При увеличении площади, занятой кронами многолетних растений, до 15—20% в барханно-мелкобугристых песках создаются условия для поселения *Haloxylon persicum*. Всходы *H. persicum* не выносят засыпания (Нечаева и др., 1973). Кусты *H. persicum* старше 15—20 лет при засыпании сильно разрастаются, часто смыкаясь кронами. Образующиеся на стволах придаточные корни повышают пескоукрепительную роль вида (Нечаева и др., 1973). Такие кусты задерживают участки цепи значительных размеров, формируя прикустовые бугры высотой до 5 м. Кусты с сомкнувшимися кронами образуют один общий прикустовой бугор. Кусты, отстоящие друг от друга, формируют группы бугров. Прикустовые бугры так же, как и барханные цепи, ориентированы с ВСВ на ЗЮЗ, хотя и менее четко. Постепенно роль *H. persicum* в сообществе увеличивается; большая часть барханных цепей прекращает свое существование, сохраняясь в виде отдельных участков длиной 20—30 м. Цепи прикустовых бугров *H. persicum*, где площадь, занятая кронами многолетних растений, достигает 77%, обладают значительной устойчивостью к воздействию ветра. В связи с этим характер взаимодействия ветра с подстилающей поверхностью существенно меняется. Наиболее динамичными наряду с барханными цепями становятся участки, прилежащие к группам бугров, вследствие чего высота прикустовых бугров увеличивается. По мере удаления от цепей подвижность субстрата снижается. Наиболее благоприятные условия для произрастания кустарников, как и в барханных песках, складываются в понижениях, где перенос песка слабый. Площадь, занятая кронами кустарников, достигает в них 41%.

С изменением характера распределения древесно-кустарниковой растительности существенно меняются и запасы влаги в верхней толще почвогрунтов, оказывающие большое влияние на состав жизненных форм травянистых растений с неглубокой корневой системой. Наибольшая влажность почвогрунтов отмечена на участках барханных цепей с редкой растительностью, наименьшая — в группах прикустовых бугров с густой растительностью, расходующей значительные запасы влаги на транспирацию.

Вместе с тем с увеличением закрепленности рельефа, кроме возрастания общей численности растений, наблюдается также смена растений, более приспособленных к жизни на подвижном субстрате, менее приспособленными. *Calligonum caput medusae* продолжает играть существенную роль лишь на участках барханных цепей и верхних частях склонов, прилежащих к буграм, где формируются селиново-белосаксауловые микрофитоценозы с *C. caput medusae* и *Heliotropium arguzioides*. В них еще встречаются такие псаммофиты, как *C. arborescens*, *Eremosparton flaccidum*, *Agriophyllum minus*, и другие виды, характерные для барханных песков. Однолетние травы редки и не образуют синузий. Среди них преобладают виды, вегетирующие в летний период.

В слабовыраженных понижениях и нижних частях склонов цепей численность и роль растений, приспособленных к жизни в подвижных песках, снижается, *H. arguzioides* сменяет *Tournefortia sogdiana*, появляется *Bromus tectorum*. На таких участках распространяются доминирующие по площади кострово-селиново-белосаксауловые микрофитоценозы с *T. sogdiana*.

В хорошо выраженных понижениях и группах прикустовых бугров с относительно небольшими запасами влаги в травяном покрове ведущее место занимают эфемеры: *Bromus tectorum*, *Cutandia memphitica*, *Senecio subdentatus* и другие, образующие хорошо выраженные синузии. По понижениям формируются кострово-белосаксауловые, по группам бугров — разнотравно-кострово-белосаксауловые микрофитоценозы. В них со временем начинает поселяться *Carex physodes*, способствующий дальнейшему закреплению песков и смене кострово-селиновых белосаксаульников илаковыми.

ЛИТЕРАТУРА

Вейисов С. (1969). Динамика рельефа подвижных песков (на примере Юго-Восточных Каракумов). Автореф. канд. дисс. Ашхабад. — Гунин П. Д., В. Я. Дарымов, С. Вейисов. (1972). Ландшафтная характеристика Репетекского заповедника. В кн.: Опыт изучения и освоения Восточных Каракумов, Ашхабад. — Гунин П. Д., М. Ишанкулиев, Р. Тогызаев. (1972). О фитоценологической сложности саксаульников Восточных Каракумов. В кн.: Опыт изучения и освоения Восточных Каракумов. Ашхабад. — Дубянский В. А. (1928). Песчаная пустыня Юго-Восточные Каракумы. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 19, 4. — Иванова И. Т., П. Д. Ярошенко, К. П. Берестюкова. (1963). Микрофитоценозы некоторых сообществ хвойно-широколиственных лесов Приморья. Комаровские чтения, 11. — Каплин В. Г. (1976). Особенности формирования фитоценозов в подвижных песках Восточных Каракумов. Вестн. МГУ, география, 1. — Каплин В. Г., Г. Т. Кандалова. (1975). О горизонтальной структуре илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульников Восточных Каракумов. Бот. ж., 60, 4. — Леонтьев В. Л. (1935). Возобновление саксаульников Юго-Восточных Каракумов. Проблемы растениеводческого освоения пустынь, 3. — Михельсон Е. Г. (1955). Динамика растительности Восточных Каракумов (Репетек). Тр. Репетек. песч.-пустын. станции, 3. — Нечаева Н. Т., В. К. Василевская, К. Г. Антонова. (1973). Жизненные формы растений пустыни Каракумы. — Работнов Т. А. (1945). Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа. Бот. ж., 30, 4. — Работнов Т. А. (1950). Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. Пробл. бот., 1. — Раменский Л. Г. (1937). Учет и описание растительности (на основе проективного метода). — Сукачев В. Н. (1972). Основы лесной геоботаники. Избр. тр., 1.

Репетекская
песчано-пустынная станция
и заповедник Института пустынь
АН Туркменской ССР,
ст. Репетек.

Получено 10 XII 1974.

УДК 581.4 : 581.45 : 582 : 582.734

Г. В. Чурилова, Н. М. Грисюк

ИЗУЧЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ЛИСТЬЕВ ДЛЯ ДИАГНОСТИКИ ВИДОВ РОДА PADUS MILL.

G. V. CHURILOVA, N. M. GRISJUK. INVESTIGATION OF MORFOLOGICAL STRUCTURE OF LEAVES FOR THE DEFINITION OF SPECIES OF THE GENUS PADUS MILL.

Излагается методика получения контурных изображений строения листовой пластинки на фотобумаге с помощью обыкновенного фотоувеличителя с целью использования их для диагностики растений по морфологическим признакам листьев. В качестве примера приводится политомический определительный ключ для 8 видов рода *Padus* Mill.

В связи с изучением и использованием в народном хозяйстве растительных ресурсов все острее становится проблема диагностики растений. К сожалению, определительные ключи для таксонов многих крупных полиморфных родов, особенно включающих интродуценты (например для *Lonicera* L., *Rosa* L., *Cotoneaster* Medic., *Philadelphus* L., *Fraxinus* L., *Acer* L., *Quercus* L. и др.), или отсутствуют или стали библиографической редкостью. К тому же составленные по принципу дихотомии они имеют ряд существенных недостатков (Балковский, 1960).

Предложенный Б. Е. Балковским метод цифровой политомии имеет перед дихотомическим ключом определенное преимущество: он дает возможность сравнительно легко определять таксон по сочетанию нескольких признаков в отсутствие других, например по сочетанию отдельных признаков строения вегетативных органов при отсутствии генеративных органов. Это, несомненно, очень ценно для практики.

Известно, что листовая пластинка является прекрасным материалом для диагностики не только таксонов высшего порядка, но и видов и даже

форм и сортов растений. Довольно стабильным признаком в морфологии листа является его жилкование.

Опубликовано большое количество работ, посвященных методам изучения морфологии листьев, в том числе их жилкования. Однако многие из предложенных методов либо требуют дорогостоящей аппаратуры (Слепян, Кишковский, 1960), либо весьма трудоемки (Рожнятовский, 1954; Медведев, 1958).

Авторы статьи при изучении морфологии листьев использовали более простой и более доступный метод — негативное изображение структуры проводящей системы листа на фотобумаге, в принципе известный уже давно (см., например, Вольф, Палибин, 1904). Однако техника фотопечати ныне значительно усовершенствовалась, поэтому указанный полузабытый метод диагностики приобретает в настоящее время большое практическое значение.

Благодаря различной плотности растительных тканей при пропускании света через пластинку листа на фотобумаге появляется четкое изображение ее структурных особенностей, используемых рядом авторов в качестве диагностических признаков (Ильинская, Пнёва, 1962; Скворцова, 1965; Имханицкая, 1967). Можно добиться довольно четкого изображения даже слепых окончаний жилок, что является существенным фактором в повышении диагностической значимости этих признаков при определении растений (Балковский, 1962). Мы получили снимки как со свежих, так и с гербарных экземпляров древесных и травянистых растений.

Техника получения снимков очень проста. Для работы необходимы фотоувеличитель, контрастная фотобумага (например № 4) и обычные реактивы для ее обработки. Исследуемый лист вкладывается в рамку увеличителя. В дальнейшем все выполняется так же, как и при обычной фотопечати. Выдержка зависит от плотности листа, увеличения и контрастности фотобумаги.

Предлагаемый метод непосредственного фотографирования обладает следующими преимуществами: 1) позволяет получать четкое изображение морфологических особенностей листа; 2) освобождает от необходимости применения фотоаппарата и обработки фотопленки; 3) позволяет изучать жилкование листа при отсутствии микроскопа или бинокулярной лупы; 4) отпадает необходимость рисования листа; 5) фотография листа может быть увеличена в пределах возможности фотоувеличителя и формата бумаги.

Таким образом, негативную фотографию можно использовать как надежный способ при ботанической диагностике растений. Чтобы нагляднее это показать, мы составили определительную таблицу произрастающих в дендрологическом заповеднике «Александрия» (г. Белая Церковь Киевской области) 8 видов рода черемухи *Padus* Mill., морфологическое строение которых мы изучали в последнее время (Грисюк, 1968, 1969). Состав рода черемухи нами взят в объеме, предложенном С. Я. Соколовым (1954) на основании строения соцветий, цветков и плодов видов.

При отборе листьев учитывались класс роста, освещенность кроны, часть и сторона ее. Листья брались с однолетних побегов, со среднего яруса в восточной стороне кроны. Тип листьев световой, время отбора — май—июнь. Морфологические описания проводились для 30 листьев каждого вида. Для составления определительной таблицы использовали следующие признаки: форма и количество жилок 1-го порядка, анастомозы между ними и их форма; углы, образуемые жилками 1-го порядка с главной жилкой на середине листа; захождение жилок в край листа, форма ячеек последнего порядка. Кроме того, для более полного описания видов черемухи мы прибавили еще два признака: опушение и наличие желёзок на пластинке и черешке листа.

Для определения вида по предлагаемой таблице, согласно методике пользования политомическим ключом, необходимо в первом ряду описательной части отыскать тот признак, который подходит к соответствующему признаку исследуемого растения, и выписать цифровой код этого

признака. Выписав таким образом коды для всех признаков, сравниваем полученный набор рядом стоящих цифр с цифрами второй части таблицы и на этой основе находим слева название соответствующего таксона даже при отсутствии некоторых признаков (при пропуске части кодовых цифр), ибо набранных признаков, как правило, бывает достаточно. Например, если бы для *Padus maackii* были записаны только признаки (1 2 1) первого, третьего и четвертого рядов, то и такому набору признаков соответствовал бы только данный вид. Этот метод имеет то преимущество, что дает возможность вести определение несколькими вариантами. Таблица четко показывает, что 7 видов можно определить и по одному признаку, а черемуха поздняя может быть определена по какому-нибудь одному признаку из двух — из второго или седьмого рядов. Таксоны, определяемые только по одному признаку, в таблице и при описании кодовых групп подчеркнуты.

ЦИФРОВОЙ ПОЛИТОМИЧЕСКИЙ КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА ЧЕРЕМУХА PADUS MILL., ДИКОРАСТУЩИХ И ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ В УССР

А. Описание и кодирование признаков

Ряд I. Форма жилок 1-го порядка:
- прямая 1
- дуговидная (рис. 1) 2

Ряд II. Наличие перемычек (анастомозов) между жилками 1-го порядка:
- выражены четко 1
- выражены слабо или отсутствуют 2

Ряд III. Форма анастомозов между жилками 1-го порядка:
- многоугольная 1
- дуговидная 2

Ряд IV. Количество жилок 1-го порядка на полулисте:
- 9—15 (рис. 1) 1
- 16—22 2

Ряд V. Углы, образуемые жилками 1-го порядка с главной жилкой на середине листа:
- 35—55°, острые, примерно одинаковые (рис. 2) . . . 1
- 60—80°, примерно одинаковые 2
- 50—90°, острые и близкие к прямым . . . 3

Ряд VI. Захождение жилок в край листа:
- в выемку по внешнему краю зубца 1
- в выемку по внутреннему краю зубца (рис. 3) . . 2
- по центру зубца (рис. 4) 3
- в выемку 4

Ряд VII. Форма ячеек последнего порядка:
- прямоугольная 1
- многоугольная (рис. 5) . . 2
- ромбовидная 3

Ряд VIII. Листовая пластинка (опушение и наличие желёзок)
- с обеих сторон голая 1
- сверху голая, снизу с бородками в углах жилок 2
- сверху голая, снизу опушена только главная жилка с боков 3
- сверху опушена сплошь, снизу с бородками в углах жилок 4
- с обеих сторон опушена по всей поверхности жилок и снизу усеяна желёзками 5
- такая же, снизу без желёзок 6

Ряд IX. Черешок (наличие желёзок):
- с двумя-тремя крупными желёзками . 1
- без желёзок . . . 2

Б. Виды рода черемуха и их кодовые группы

Вид	Ряды кодированных признаков								
Азиатская — *Padus asiatica* Kom.	1	1	1	1	2	2	2	3	1
Виргинская — *P. virginiana* (L.) Kom.	1	1	1	1	2	3	2	1	1
Маака — *P. maackii* (Rupr.) Kom.	1	1	2	1	1	4	2	4	1
Магалебка — *P. mahaleb* (L.) Borkh.	1	1	1	1	1	4	2	2	2
Максимовича — *P. maximowiczii* (Rupr.) Sok.	2	1	2	1	1	3	2	5	1
Обыкновенная — *P. racemosa* (Lam.) Gilib.	1	1	1	1	3	2	1	6	1
Пенсильванская — *P. pennsylvanica* (L. f.) Sok.	1	1	1	2	3	1	2	1	1
Поздняя — *P. serotina* (Ehr.) Agardn.	2	2	2	2	2	2	3	2	1

ЛИТЕРАТУРА

Балковский Б. Е. (1960). Цифровой политомический ключ для определения растений. Бот. ж., 45, 1. — Балковский Б. Е. (1962). О повышении диагностической значимости признаков, используемых для определения растений. Бот. ж., 47, 9. — Вольф Э. Л., И. В. Палибин. (1904). Определитель деревьев и кустарников Европейской России, Крыма и Кавказа по листьям и цветам. — Грисюк Н. М. (1968). Політомічна таблиця для визначення видів роду черемха за вегетативними органами. В кн.: Інтродукція та акліматизація рослин на Україні. — Грисюк Н. М. (1969). Визначення видів роду черемха за цифровим політомічним методом. В кн.: Інтродукція деяких екзотів і політомічний метод їх визначення. — Ильинская И. А., Г. П. Пнёва. (1962). Новые данные о флоре Мамонтовой горы. Бот. ж., 47, 2. — Имханицкая Н. Н. (1967). Сравнительно-морфологическое изучение листа видов рода *Sassafras* и *Lindera triloba* Blume (*Lauraceae*). Бот. ж., 52, 6. — Медведев Ж. А. (1958). Новая форма ботанической документации — отпечатки листьев на фильтровальной бумаге. Бот. ж., 43, 1. — Рожнятовский И. И. (1954). Определение площади листа с применением светочувствительной бумаги. Бот. ж., 39, 3. — Скворцова Н. Т. (1965). К морфологии рода *Hamamelis* L. Бот. ж., 50, 8. — Слепян Э. И., А. Н. Кишковский. (1960). Рентгенографический метод изучения морфологии листьев и перспективы его применения. Бот. ж., 45, 5. — Соколов С. Я. (1954). Род черемуха. В кн.: Деревья и кустарники СССР, 3.

г. Белая Церковь.

Получено 27 I 1975.

УДК 582.999 : 581.46 : 582.632.1 (470.531+470.54) (234.85)

А. К. Махнев, О. В. Коробченко

АНОМАЛИИ В СТРОЕНИИ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ *BETULA TORTUOSA* В ВЫСОКОГОРЬЯХ ПРИПОЛЯРНОГО УРАЛА

A. K. MAKHNEV, O. V. KOROBCHENKO. ANOMALIES OF STRUCTURE OF REPRODUCTIVE ORGANS OF *BETULA TORTUOSA* IN ALPINE SUBPOLAR URALS

Описывается особь *Betula tortuosa* [1] с андрогинными сережками, обнаруженная на верхнем пределе распространения древесной растительности в горах Приполярного Урала. Данная аномалия интересна тем, что она встречена в дикой популяции, а не среди интродуцентов. Цветение мужской части аномальных двуполых сережек отстает от цветения ее женской части на целый год. Однако амфиспорангиатная зона, занимающая четверть длины сережек, четко выражена. Детальное изучение аномалии расширяет представление о филогении цветка и характере внутривидовой изменчивости у *Betula* на верхнем пределе распространения вида.

[1] Названия растений приводятся по «Флоре СССР» (1934—1961 гг.) и по книге «Деревья и кустарники СССР» (т. 2, 1951).

Как известно, для березы характерны раздельнополые соцветия — сережки. Нормальный мужской цветок имеет 2 или 3 тычинки с вильчатым связником и околоцветник, состоящий, по мнению одних авторов (Тахтаджян, 1966, и др.), из двух, а по мнению других авторов (Гроздов, 1952; Vaclav, 1956; Корчагина, 1974), из четырех листочков. В действительности, как отмечают Н. А. Комарницкий и др. (1975), число листочков околоцветника непостоянно и варьирует от 2 до 4, но в последнем случае бывают развиты только 2 листочка, а остальные в разной степени редуцированы. Просто устроенный женский цветок имеет один двухрыльцевый пестик с двумя крыловидными выростами.

У березы и некоторых других родов сем. *Betulaceae* описано несколько аномалий генеративных органов, которые встречаются и у представителей других семейств с сережковидными соцветиями, например у ивы (Heribert-Nilsson, 1918; Малютина, 1973, и др.). В частности, обоеполые соцветия отмечены у *Betula pubescens* (Løken, 1954; Толстопятенко, 1974), у *B. rezniczenkoana* (Фролова, 1958), у *B. japonica* (Некрасов и др., 1963), а также у различных видов ольхи (Курдиани, 1914; Zimmermann, 1922; Федоров, 1947; Корчагина, 1974). Обоеполость сережек сопровождается целым рядом других аномалий: на уровне сережки — наличием амфиспорангиатной зоны, в которой имеются все переходы от цветков одного пола в другой; на уровне соцветий, цветков и отдельных их частей — деформацией, редукцией, «взаимопроникновением» (сексуализацией) и т. д. Изучение отмеченных аномалий позволило уточнить отдельные этапы филогенеза, лучше понять природу цветка березовых, а также в известной степени выяснить влияние генетических факторов и внешней среды на детерминацию пола (Zimmermann, 1922; Федоров, 1947; Корчагина, 1974, и др.).

Приполярный Урал, где встречаются аномалии генеративных органов, отличается суровыми климатическими условиями. Из берез здесь распространены: в горной тундре *B. nana*, в подгольцовом и частично в горно-тундровом поясе — *B. tortuosa*, а в горно-лесном — *B. pubescens*; *B. verrucosa* встречается только в предгорьях на участках вдоль рек (Махнев, Рождественский, 1973). В полосе, переходной от подгольцового пояса к горной тундре, небольшими группами произрастает *B. sukaczewii*.

B. tortuosa и *B. sukaczewii* в высокогорьях, в зоне контакта с *B. nana*, имеют ряд особенностей, представляющих интерес в связи с возможностью появления двуполых сережек. Прежде всего у этих видов признаки вегетативных и генеративных органов имеют сравнительно высокую амплитуду изменчивости и соответственно этому сильно выражен полиморфизм (Махнев, Мамаев, 1972). Плодоношение очень слабое. Обычно более 95% плодов являются партенокарпическими, а всхожесть семян составляет только 0.1—3.0%. Примечательно, что оптимум плодоношения в данных условиях у контактирующих видов, относящихся к двум различным секциям, смещен в противоположных направлениях — в горную тундру у *B. nana* и в подгольцовый пояс у *B. tortuosa*.

Экземпляр *B. tortuosa* с андрогинными сережками обнаружен нами в августе 1972 г. на западном склоне горы Манараги в нижней части горной тундры на участке, имеющем следующие особенности. Крутизна склона около 20°, микрорельеф выражен слабо, имеются отдельные плоские микропонижения и повышения. Растительная ассоциация представлена кустарниково-моховой тундрой (Горчаковский, 1966). В кустарниковом ярусе основной фон составляет *B. nana* (soc), крупными куртинами растут *Juniperus sibirica* (cop_1), а также *Salix glauca*, *S. arbuscula*, *S. reticulata*. Низкорослые деревца *Picea obovata* и *Larix sukaczewii* встречаются единично. Из кустарничков распространены *Vaccinium myrtillus* (cop_3), *V. uliginosum* (cop_2), *V. vitis-idaea* (cop_1) и другие растения. В травяно-кустарничковом ярусе встречаются *Carex algida* (sp), *Anemone biarmiensis* (sp) и др. Мохово-лишайниковый покров развит хорошо и имеет покрытие до 80%. Почвы маломощные горно-тундровые, с обильными включениями горной породы в горизонте B.

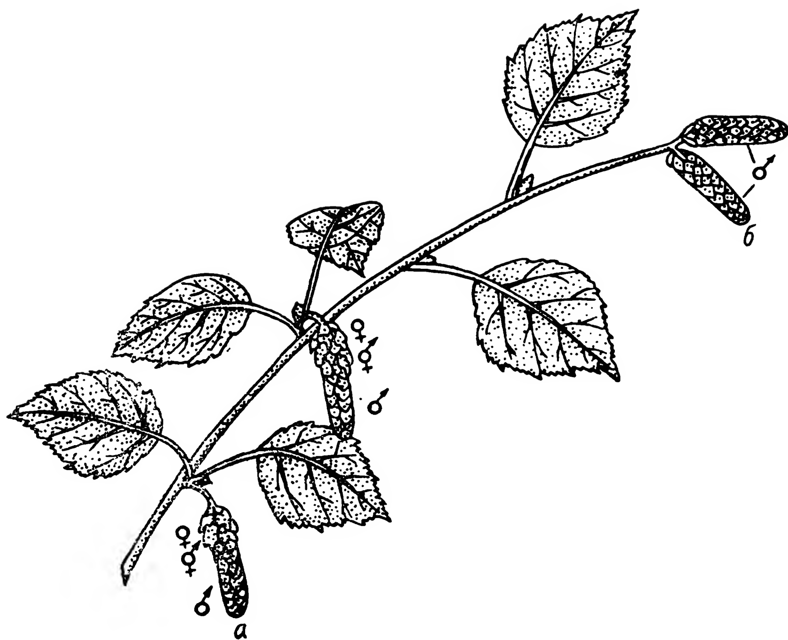


Рис. 1. Ветвь *Betula tortuosa* с андрогинными (*а*) и мужскими (*б*) сережками.
Условными знаками показаны женская, амфиспорангиатная и мужская части сережки.

B. tortuosa представлена на участке единичными чахлыми деревцами, имеющими среднюю высоту 2 м и средний диаметр 2.5 см. Плодоносящих особей не более 25%. На них обычно имеется всего несколько плодущих сережек. На участке встречено также несколько кустов *B. sukaczewii* высотой до 1.5 м.

Деревцо с андрогинными сережками имеет высоту 2.2 м и диаметр 2.5 см, стволик искривлен и покрыт слабо шероховатой блестящей корой темно-серого цвета с желто-коричневым оттенком. Крона редкая, зонтиковидная. По внешнему виду, форме и размерам листьев этот экземпляр почти не отличается от других особей *B. tortuosa*, произрастающих на участке. Отличие заключается в строении генеративных органов, так как у рассматриваемого экземпляра наряду с нормальными мужскими сережками были обнаружены двуполые сережки, расположенные на укороченных побегах.

Строение всех аномальных сережек одинаковое: у основания сережки находится ее плодущая часть, затем идет зона амфиспорангиатных цветков, а верхняя, преобладающая по длине часть состоит из мужских цветков (рис. 1). По классификации А. И. Толстопятенко (1974), такие сережки относятся ко II типу обоеполых соцветий. В среднем длина аномальных сережек 21.5 мм, в том числе зона женских цветков — 5.5, амфиспорангиатная зона — 5, зона мужских цветков — 11 мм.

У аномальных сережек березы Приполярного Урала цветение мужских цветков происходило на целый год позже, чем женских, в отличие от ранее описанных случаев, когда мужские и женские цветки зацветали почти одновременно. По-видимому, у обнаруженного нами экземпляра дифференциация и развитие мужской части сережки начинались значительно позже окончания цветения ее женской части, хотя обе эти части сформировались в течение одного вегетационного периода. Во всех же других известных случаях мужская часть сережек формировалась раньше, в год, предшествующий цветению, а женская часть — в период распускания почек и цветения.

Детальное изучение цветков и соцветий нескольких аномальных сережек показало, что их строение в основном одинаково и имеет ряд интересных особенностей.

У основания сережки располагаются вполне сформировавшиеся плодовые чешуйки с одним-двумя нормально развитыми или партенокарпическими плодами-орешками (рис. 2, *I*). Отклонение от нормы выражается здесь только в количестве орешков (1—2 вместо трех при плодовой чешуйке). По мере продвижения к вершине сережки появляются нормальные по размеру сросшиеся орешки (рис. 2, *II*). В самом начале амфиспорангиатной зоны сережки орешки имеют крылья, но затем крылья исчезают и появляются элементы околоцветника, отсутствующие у нормального женского цветка (рис. 2, *IIIa*). Некоторые листочки околоцветников, как и оболочки орешков, имеют опушенность, что дает основание рассматривать их как редуцированные плодолистики. Другие листочки, напротив, сходны с листочками околоцветника нормальных мужских цветков (рис. 2, *IIIa*, *б*). Таким образом, уже в этой части сережки имеются элементы мужского цветка, которые, очевидно, редуцировались в процессе эволюции при образовании пестичного цветка из амфиспорангиатного (Федоров, 1947). Для гинандроморфной части амфиспорангиатной зоны также характерно наличие неразвившихся, иногда сросшихся зачатков орешков с элементами околоцветника или без них (рис. 2, *IV*). Исключение в этой части ряда представлял один «дихазий», в котором находились два сросшихся орешка с двумя частями околоцветника и мужской цветок с двумя пыльниками и четырьмя частями околоцветника (рис. 2, *IIIa*, *б*).

В другой части амфиспорангиатной зоны, которую следует назвать зоной андрогиноморфных цветков (так как здесь расположены цветки с мужскими и женскими элементами с явным преобладанием первых), имеются части околоцветника, тычинки и пестикотычинки, в разной степени развитые. Пестикотычинки представляют собой зачатки или вполне развитые пыльники, находящиеся на несросшихся плодолистиках (рис. 2, *V*). Очевидно, здесь произошло сращение тычинок с плодолистиками, которое наблюдали Ал. А. Федоров (1947) у *Alnus kamtschatica* и Циммерман (Zimmermann, 1922) у *Alnus* sp. В аномальных цветках с плодолистиком обычно срастается один из двух пыльников тычинки.

В самом начале зоны тычиночных цветков число частей околоцветника, степень развития и количество тычинок сильно варьируют. В частности, число частей околоцветника колеблется от 1 до 5, нередко встречаются цветки с нечетным числом пыльников — 1, 3 (рис. 2, *VI*).

Двуполость цветков в аномальных сережках не оказывает существенного влияния на размеры и внешний вид пыльцы и ее изменчивость. Диаметр пыльцевых зерен в разных частях андрогинных сережек, а также в различных по размерам и степени сближения (или срастания) с элементами женского цветка пыльниках почти одинаков (см. таблицу).

Размеры и изменчивость пыльцы в разных зонах андрогинных сережек *Betula tortuosa*

Расположение и степень развития пыльников	Диаметр пыльцевых зерен, мм		Коэффициент вариации C, %	
	пределы	среднее	пределы	среднее
Мужская зона сережки				
Нормальные по размерам пыльники	0.0197—0.0212	0.0200	8.0—11.7	10.2
Слабо развитые пыльники	0.0200—0.0211	0.0205	9.4—12.4	11.2
Амфиспорангиатная зона				
Нормальные пыльники	—	0.0218	—	13.6
Более мелкие пыльники (из двуполого дихазия)	—	0.0193	—	12.4
Сросшиеся с плодолистиками, нормальные по размерам пыльники	0.0193—0.0202	0.0198	10.3—15.6	13.0
Сросшиеся с плодолистиками, слаборазвитые пыльники	0.0198—0.0200	0.0199	15.2—20.6	17.9

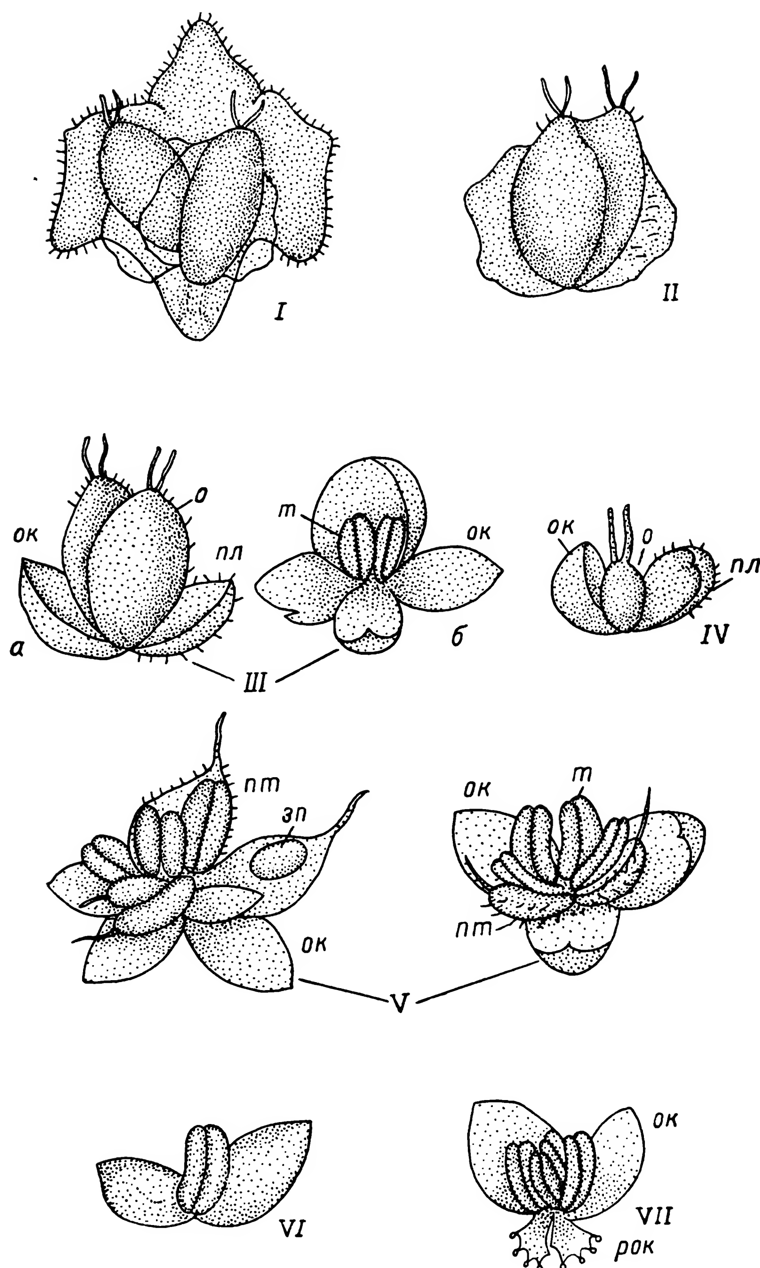


Рис. 2. Аномалии репродуктивных органов *Betula tortuosa*.

I — плодовая чешуйка с двумя нормально развитыми семянками; *II* — два сросшихся орешка; *III* — аномальный «дихазий» в амфиспорангиатной зоне; *а* — женская часть «соцветия» с двумя сформировавшимися орешками, элементами околоцветника и редуцированным плодолистиком: *б* — мужская часть «соцветия» (цветок), состоящая из околоцветника и тычинки; *IV*—аномальный «цветок» с недоразвитым орешком, элементами околоцветника и редуцированным плодолистиком; *V* — андрогиноморфные цветки с элементами околоцветника, тычинками, пестикотычинками и зачатками пыльников на плодолистиках; *VI* — мужской цветок с одним пыльником; *VII* — мужской цветок с нормально развитым околоцветником и частично редуцированными частями околоцветника; *о* — орешек, *ок* — околоцветник, *рок* — редуцированный околоцветник, *пл* — плодолистики, *т* — тычинки, *пт* — пестикотычинки, *зп* — зачатки пыльников.

Варьирование пыльцевых зерен по диаметру в пределах одного пыльника во всех случаях довольно сходно — коэффициент изменчивости колеблется от 11.2 до 13% (это сравнительно невысокий показатель — Мамаев, 1970). Только в недоразвитом и сросшемся с плодолистиком пыльнике из амфиспорангиатной зоны амплитуда изменчивости несколько выше (C=17.9%).

Обсуждение

Обнаруженный нами экземпляр *B. tortuosa* с андрогинными сережками представляет значительный интерес во многих отношениях.

Находка двуполых сережек у *Betula* в естественных условиях показывает, что размах внутривидовой изменчивости больше, чем это считалось до сих пор. Так, оказалось, что *B. tortuosa* варьирует значительно сильнее, чем было принято считать раньше.

Образование двуполых сережек в экстремальных условиях (характеризующихся резкими колебаниями температуры, влажности, повышенным уровнем солнечной радиации и др.) и отсутствие их в более благоприятных объясняют в значительной мере причины появления такой аномалии и ее место в формообразовательных процессах на верхней границе леса.

Изучение аномалий в строении цветков и соцветий также важно для понимания филогенеза репродуктивных органов (Федоров, 1947), в данном случае — в порядке *Betulales* (Тахтаджян, 1966).

Ранее установлено некоторое увеличение амплитуды изменчивости и морфологических признаков у *Betula* и ряда видов хвойных в экстремальных условиях (Мамаев, 1970; Махнев, Мамаев, 1972). Однако это еще не является достаточным доказательством того, что такие условия — причина резких изменений морфогенеза растений. Обнаружение двуполых сережек в экстремальных условиях в этой связи имеет важное значение. Напомним, что все немногочисленные достоверные случаи подобных аномалий встречались только у интродуцированных берез, т. е. в условиях, в той или иной степени не соответствующих их природе (Фролова, 1958; Некрасов и др., 1963). Имеются также экспериментальные данные о том, что внешние факторы оказывают большое влияние на формирование пола у растений (Минина, 1952, и др.). Очень редкая встречаемость двуполых сережек у *Betula* (даже в неблагоприятных условиях) прежде всего свидетельствует о том,что их появление определяется индивидуальными генетическими особенностями растений. На это же указывает широко распространенный гермафродитизм у гибридов ив (Seemen, 1887; Heribert-Nilsson, 1918; Малютина, 1973, и др.). Таким образом, определенные комплексы внешних факторов лишь способствуют появлению аномалий.

В связи с изложенным двуполость соцветий можно считать дополнительным аргументом в пользу наличия интрогрессивной гибридизации между *B. nana* и *B. tortuosa* на верхнем пределе распространения древесных растений. О существовании интрогрессивной гибридизации в настоящее время или в прошлом обычно судят по наличию особей с промежуточными морфологическими признаками типа *B. sukaczewii* (Сочава, 1929; Куваев, 1969; Махнев, Рождественский, 1973, и др.). Последний вид в общем обособлен как от *B. nana*, так и от *B. tortuosa*, но по комплексу признаков, в том числе по кариотипу, он ближе к *B. nana*. Поскольку экземпляр с андрогинными сережками очень близок к *B. tortuosa*, следует допустить, что он мог возникнуть в результате ряда повторных скрещиваний.

На примере рода *Alnus* Ал. А. Федоров (1947) сделал вывод, что аномалии в строении дихазиев и отдельных цветков являются реверсией и поэтому не будучи проявлением биогенетического закона освещают некоторые этапы филогенеза. Наши данные с этой точки зрения не представляют исключения. Однако интересно, что в амфиспорангиатной зоне двуполых сережек *Betula* могут быть отдельные дихазии, содержащие и мужские, и женские цветки. Это служит подтверждением возможности нескольких путей превращения двуполых соцветий в однополые. В частности, дифференциация соцветий могла первоначально идти путем образования мужских и женских цветков в пределах дихазия, а затем путем редукции цветков одного из двух полов.

ЛИТЕРАТУРА

Горчаковский П. Л. (1966). Флора и растительность высокогорий Урала. Тр. Инст. биол. Уральск. ФАН СССР, 48. — Гроздов Б. В. (1952). Дендрология. — Комарницкий Н. А., Л. В. Кудряшев, А. А. Уранов.

(1975). Ботаника. Систематика растений. — Корчагина И. А. (1974). О природе цветка березовых. В кн.: Проблемы филогении высших растений. М. — Куваев В. Б. (1969). К флоре Приполярного Урала и сопредельных низменностей. Новые данные о флоре и растительности Урала. Тр. Инст. экол. раст. и живот. Уральск. ФАН СССР, 69. — Курдиани С. З. (1914). Из биологии плодоношения лесных пород. О партенокарпии и партеноспермии. Сельхоз. и лесовод., 44. — Малютина Е. Т. (1973). О гермафродитизме у ив секции *Vetrix*. Лесн. ж., 1. — Мамаев С. А. (1970). Уровни изменчивости анатомо-морфологических признаков сосны и их колебания в различных природно-климатических зонах. Зап. Свердловск. отд. ВБО, 5. — Махнев А. К., С. А. Мамаев. (1972). Внутривидовая изменчивость и структура популяций березы в горах Южного Урала в связи с высотной поясностью. Экология, 1. — Махнев А. К., Ю. Ф. Рождественский. (1973). О внутривидовой изменчивости и систематике видов *Betula* Ляпинского Урала. Бот. ж., 58, 8. — Минина Е. Г. (1952). Смещение пола у растений воздействием факторов внешней среды. — Некрасов В. И., Л. С. Вартазарова, Н. А. Бородина. (1963). Появление обоеполого соцветия у березы японской в условиях интродукции. Бот. ж., 48, 3. — Сочава В. Б. (1929). О новой березе. В кн.: Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. М. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Толстопятенко А. И. (1974). Обоеполые соцветия у видов *Betula*. Бот. ж., 59, 12. — Федоров Ал. А. (1947). Аномалии в строении соцветия *Alnus kamtschatica* (Call.) Kom. и их возможное толкование. Сов. бот., XV, 2. — Фролова Г. Д. (1958). Аномалия в строении соцветий *Betula rezniczenkoana* (Litw.) B. Schischk. Бот. ж., 43, 9. — Heribert-Nilsson N. (1918). Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung *Salix*. Acta Universitatis Lundensis, nova Ser. XIV, 2, 28. — Løken A. (1954). Unormale raklformer hos vanlig björk. — *Betula pubescens* Ehrh. Tidskrift Skogbruk, 62. — Seemen O. (1887). Einiges über abnorme Blütenbildungen bei den Weiden. Verhandl. Bot. vereins Prof. Brandenburg, 28. — Vaclav E. (1956). Vliv umělého opylováni břizy na kvalitu osiva. Sbornik Československe Academie Zemědělskych Ved, 29. — Zimmermann W. (1922). Eigenartige Blütenverhältnisse bei *Alnus* und Beobachtungen an *Betula*, *Corylus* und *Carpinus*. Mitteilungen Deutsch. Dendrol. Gesellschaft, 32, 8.

Институт
экологии растений и животных
Уральского научного центра
АН СССР,
г. Свердловск.

Получено 12 IV 1974.

УДК 581.14 : 582.341.2 : 62—462/—463

П. Л. Богданов

ОПЫТЫ ВЫРАЩИВАНИЯ СФАГНОВЫХ МХОВ В ИЗОЛИРОВАННОЙ СРЕДЕ

P. L. BOGDANOV. EXPERIENCE OF CULTIVATION OF *SPHAGNUM* MOSSES IN ISOLATED MEDIUM

Многолетние наблюдения автора над биологией сфагновых мхов показали, что они обладают необычной живучестью. Это навело нас на мысль провести наблюдения за жизнью сфагнов в изолированной среде с ограниченным количеством воды и воздуха. Уже первый опыт, начатый в 1964 г., дал неожиданные результаты.

В стеклянную цилиндрическую банку объемом в 1 литр было помещено 70 насыщенных водой побегов *Sphagnum angistifolium* (Russ.) Jens длиной 6 см. На поверхности сфагнов находились бактерии, гифы и споры грибов, одноклеточные водоросли, яички некоторых насекомых. Банка была перевернута, и отверстие, расположенное в ее нижней части, закрыто корковой пробкой и залито смолой. Банка в этом положении была поставлена на тарелку, а пробка залита парафином. Таким образом, для сфагнов создавалась изолированная, насыщенная влагой среда. Банка в течение всего опыта находилась на окне, на рассеянном свету.





Рис. 1. Сфагновый мох, разросшийся в замкнутом пространстве банки.

Рис. 2. Отдельный побег сфагнового мха, развившийся в банке, с боковыми побегами.

С первых дней опыта мох начал расти в длину и образовывать новые побеги. Через год длина их увеличилась на 12 см. Основания побегов потеряли зеленую окраску и стали светло-бурыми. На этих побегах образовались тонкие нитевидные неветвящиеся боковые побеги с редко расположенными листьями. Спустя 4 года разветвленные побеги, переплетаясь друг с другом, образовали густую светло-зеленую сеть по внутренней поверхности банки; кроме того, выросли многочисленные вертикальные нитевидные зеленые побеги (рис. 1 и 2). На влажных стенках банки появились и развивались колонии одноклеточных водорослей, гифы грибов. Из яичек, занесенных на сфагнах в банку, вывелись личинки, а затем взрослые особи различных видов жуков-сеноедов Capeognata. В дальнейшем мы наблюдали смены генерации этих жуков, питающихся гифами грибов.

На 7-й год опыта только самые верхние части побегов, упиравшиеся в дно банки, оставались живыми и зелеными. Личинки и взрослые жуки-сеноеды продолжали развиваться.

Этот опыт показал, что в изолированной среде малого объема при наличии влаги побеги сфагнов сильно изменяют свое морфологическое строение, могут расти и остаются живыми по крайней мере 7 лет, так же как и некоторые другие организмы, живущие вместе с ними.

В дальнейшем мы ежегодно в разные сроки закладывали подобные опыты с различными видами сфагнов.

Опыты по выращиванию сфагновых мхов в изолированной среде малого объема проводились нами в течение 10 лет. Они показали, что в условиях, когда экологические факторы (такие как вода, воздух, минеральные вещества) имеются в ограниченном количестве, сфагны могут продолжительное время жить и расти, сильно изменяя свое морфологическое строение.

В такой изолированной нестерильной среде вместе со сфагнами живут грибы, одноклеточные водоросли, бактерии, инфузории, нематоды, некоторые насекомые. В этих условиях в малом объеме осуществляется биологический круговорот вещества и энергии и создается своеобразный микробиогеоценоз. Такие опыты представляют интерес и в методическом отношении при изучении биологии сфагновых мхов.

Ленинград. Получено 24 V 1974.

УДК 582.34 : 581.583 : 581.526.53 (575.4)

Л. Н. Новичкова-Иванова

МОХОВЫЕ СИНУЗИИ ПУСТЫНИ КАРАКУМ (ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА И ПРОДУКТИВНОСТЬ)

L. N. NOVICHKOVA-IVANOVA. MOSS SYNUSIA OF KARAKUM DESERT (POPULATION STRUCTURE AND PRODUCTIVITY)

Изучались распространение, структура и продуктивность моховой синузии в саксауловых пустынях (Haloxylon ammodendron—Carex physodes—Tortula desertorum). Определение продуктивности проводилось с учетом возрастных групп — ювенильной, средневозрастной и сенильной. Продуктивность в среднем составляла 200—230 мг/см^2, она значительно выше в подкронных зонах эфедры и каллигонумов (330—450 мг/см^2) и невелика на склонах бугров и в котловинах (70—170 мг/см^2). При отсутствии выпаса моховая синузия покрывает более 30—40% площади и образует биомассу 6—9 т/га (в сомкнутых саксаульниках на месте вырубок — всего 0.2 т/га). Анализ особенностей жизненного цикла мха и возрастного состава популяции *Tortula desertorum* свидетельствует о гетерогенности моховой синузии, что иллюстрирует один из путей адаптации мхов к крайне засушливым условиям пустынь.

В саксауловых (Haloxyloneta) и кустарниковых (Calligoneta, Ephedreta, Aellenieta и др.) сообществах песчаных пустынь Ирано-Туранской подобласти (Лавренко, 1962, 1965) в напочвенных синузиях участвуют мхи (Порецкий и др., 1936; Прозоровский, 1940; Родин, 1960, 1948, 1956, 1961, 1963, и др.). Основным строителем моховых синузий здесь является *Tortula desertorum* Broth. (*Syntrichia desertorum* Amann),[1] в черносаксаульниках к ней в небольшом количестве примешиваются *Tortula transcaspica* Broth., *Pterygoneurum subsessile* (Brid.) Jur. и *Bryum* sp.[2]

Таксономическому изучению мхов пустынных сообществ равнин Средней Азии посвящены только единичные публикации (Лазаренко, 1938; Чиковани, 1974). Несколько подробнее изучены мхи Турции, Ирана, Ирака, Афганистана (Schiffner, 1908, 1913; Henderson, Muirhead, 1955; Townsend, 1966) и Армении (Абрамова, Абрамов, 1959).

Сведения об экологических и биологических особенностях мхов также очень скудны. Развитие мохового покрова чаще всего связывают с уплот-

---

[1] Полное описание этого вида приведено в определителе Л. И. Савич-Любицкой и З. Н. Смирновой (1970, с. 358—359).

[2] Мхи были определены А. С. Лазаренко, которому я выражаю свою благодарность.

нением поверхности песка, которое возникает при отсутствии выпаса и активной роющей деятельности сусликов и больших песчанок (Морозова, 1938, 1946, 1950; Шингарева, 1940; Нечаева, 1945; Скобелев, 1953; Никитин, 1954). Наблюдения показывают, что распространение, например, моховых белосаксаульников связано не только с районами слабого выпаса, но и с территориями, где пески залегают маломощным слоем на плотных коренных породах (Родин, 1956). Е. П. Коровин в своей монографии «Растительность Средней Азии и Южного Казахстана» (1961) отметил довольно широкое распространение самостоятельной моховой формации и участие *Tortula* в других формациях гамады и песчаных пустынь. Обобщив данные об особенностях развития мха, он указал, что мхи выбирают для своего развития теневые склоны и участки под кустами; избегают засоленных почв;[3] их поселение отрицательно влияет на кустарники и травы. Кратковременное активное состояние мхов приходится на раннюю весну, затем наступает длительный покой, который прерывается во влажные периоды осенью и во время зимних оттепелей.

Несмотря на многочисленные упоминания о мхах во многих работах, посвященных исследованию растительности пустынь, сведения о моховых синузиях, до сих пор, основываются на кратковременных визуальных наблюдениях, не дающих возможности получить информацию об их популяционной структуре, динамике, продуктивности и взаимодействии с внешней средой. В связи с этим в процессе изучения роли споровых растений в пустынных биогеоценозах нами проведены наблюдения синузий *Tortula desertorum* на Репетекской песчано-пустынной станции Института пустынь АН Туркменской ССР (Юго-Восточные Каракумы) в рамках работ по МБП.[4]

Степень участия моховых синузий в растительных сообществах этого региона крайне неравнозначна. Они лучше всего выражены в сообществах моховых черносаксаульников на среднебугристых и котловинных песках в понижениях между песчаными грядами при сравнительно высоком уровне грунтовых вод (Гунин, Дарымов, 1969; Гунин, Ишанкулиев, Тогызаев, 1972; Мирошниченко, Тогызаев, 1972). Интенсивное развитие моховых синузий наблюдается также на задернованных участках гряд в белосаксаульниках, в крупнобугристых котловинных песках, занятых осоковыми смешанносаксаульниками, и в среднебугристых песках под осоковыми белосаксаульниками (Гунин, Дарымов, Вейисов, 1972). В пределах каждого из указанных типов урочищ размещение хорошо развитых моховых синузий связано со склонами северной экспозиции, с северной стороной периферии подкронных пятен саксаула и т. д. Из этого следует, что *Tortula desertorum* во флоре Каракумов является психрофильным элементом.

Эколого-биологические особенности синузии мха детально исследовались мною в течение 1972—1974 гг. в осоково-моховых черносаксаульниках межгрядовых понижений на среднебугристых песках (Haloxylon ammodendron—Carex physodes—Tortula desertorum). Развитие моховой синузии связано здесь с несколькими экотопами; можно выделить: 1) подкронные участки кустарников эфедры и каллигонумов (*Ephedra strobilacea*, *Calligonum setosum*, *C. caput medusae*, *C. microcarpum*) — наиболее благоприятные; 2) склоны бугров, где мхи развиваются значительно хуже; 3) котловины, где развитие моховой синузии сильно угнетено, что связано с их температурным и аэродинамическим режимом (табл. 1 и 2).

Изучение структуры моховых синузий осуществлялось на постоянном трансекте на площадках, заложенных с учетом основных типов мезорельефа и степени закрепленности субстрата. Количество индивидуальных

---

[3] Все же имеются указания на тяготение мхов к засоленным субстратам, в частности к котловинам песков (Шингарева, 1940).

[4] Аналогичные исследования мхов по Международной Биологической Программе были проведены в ряде стран (например, Canadien Committee IBP, Matador Project. Techn. Rep. N 23; Swedish IBP Tundra Project Techn. Rep., № 1; см.: Sonesson, 1972; Coupland, 1973).

ТАБЛИЦА 1

Характеристика моховой синузии в различных экотопах осоково-мохового черносаксаульника (Репетек, апрель, 1973) *

Микро- и мезорельеф	Возраст моховой дернины	Мощность моховой дернины, см	Высота побегов мха, см	Число побегов на 1 см²: невегетирующие активно	Число побегов на 1 см²: активно вегетирующие	Число побегов на 1 см²: всего	Вес воздушно-сухой дернины, мг/см²	Средний вес дернины, мг/см² ** (воздушно-сухой)
Прикустовой бугор	Старая дернина	2.5	0.2—0.3	74	—	74	400	
	Средневозрастная дернина	1.8	0.15—0.2	67	6	73	300	330
	Молодая дернина	1.5	0.03—0.05	6	134	140	300	
Склон котловины	Старая дернина	2.2	0.18—0.2	54	20	74	250	200
	Средневозрастная	1.3	0.01—0.03	93	16	109	150	
Котловина	Слабо выраженная	0.9	0.03—0.05	110	—	110	100	
	«Ювенильная»	0.9—1.0	0.01—0.1	40	—	40	100	170
		1.1—1.3	0.07—1.3	74	—	74	300	
								Среднее 230

* Осадки за месяцы: I—IV — 127.3 мм; IV — 47.1 мм; средняя температура воздуха: IV — 18.8°; температура почвы: средняя 22°, минимальная 12.5°, максимальная 52.0°.
** Средний вес высчитан с учетом площади, занимаемой дерниной в данном экотопе.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика моховой синузии в различных экотопах осоково-мохового черносаксаульника (Репетек, апрель, 1974) *

Микро- и мезорельеф	Возраст моховой дернины	Мощность моховой дернины, см	Высота побегов мха, см	Число побегов на 1 см²: невегетирующих **	Число побегов на 1 см²: вегетирующих	Число побегов на 1 см²: со спорогонами	Число побегов на 1 см²: всего	Вес, мг/см² (возд.-сух.) дернины	Средний вес, мг/см² ***	Прирост мг/см² в год
Прикустовой бугор	Старая	2.2	0.5	95	—	—	95	690		
	Средневозрастная	1.2—1.4	0.15—0.12	—	176	—	176	410	450	80
	Молодая	1.0	1.0	17	28	26	71	270		
Бугор	Старая	1.7	0.05	43	—	—	43	220		
	Средневозрастная	1.5	0.03—0.04	28	10	—	33	100	76	
	Молодая	1.0	0.03—0.05	20	57	—	77	20		
Склон бугра	Молодая	0.7—0.8	0.04—0.05	—	60	4	64	120		
		1.0	0.02	—	27, 33, 87	—	49	10	70	10
		1.0	0.02	85	—	—	85	90		
Котловина	Слабо выраженная дернина	0.8	0.01	16	45	—	61	210		
		0.8	0.02	38	60	—	98	Среднее	210	
									200	

* Осадки за месяцы: I—IV — 113.7 мм, IV — 49.5; средняя температура воздуха: IV — 16.5°, температура почвы: средняя 20°, минимальная 0°, максимальная 52°.
** Под невегетирующими побегами мы условно понимаем побеги, не обнаруживающие признаков активной вегетации.
*** Средний вес высчитан с учетом площади, занимаемой дерниной в данном экотопе.

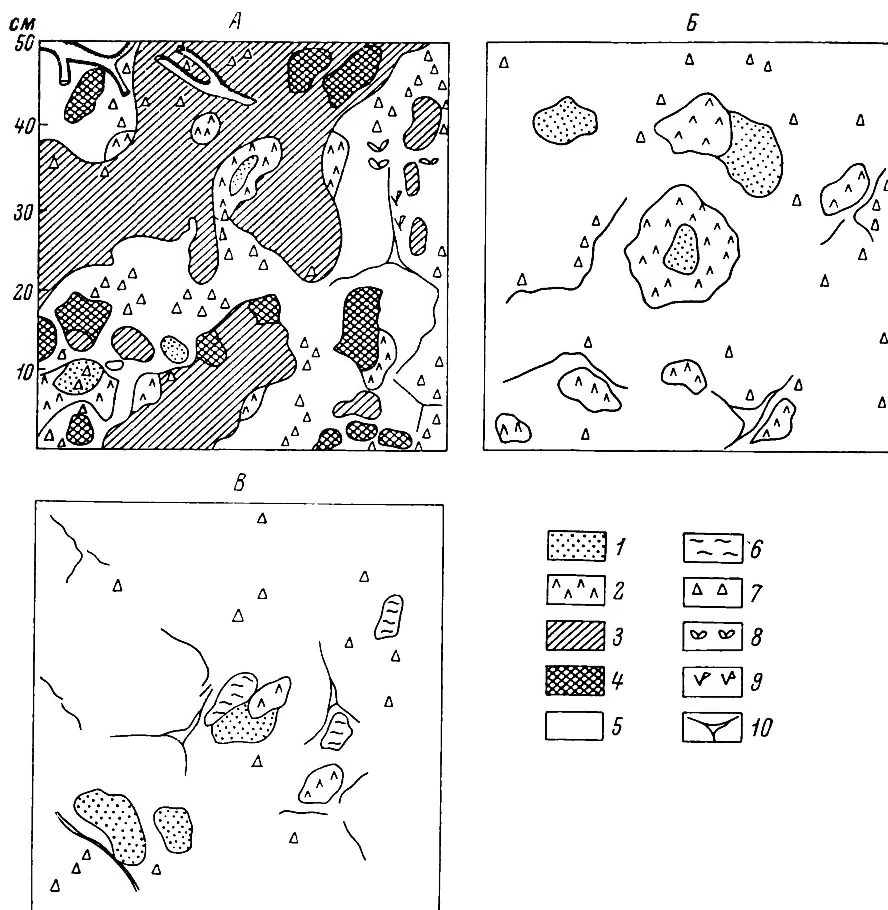


Рис. 1. Строение моховой дернины и мохово-водорослевой корки в осоковом черносаксаульнике.

А — площадка (0.25 м²) в верхней части северного склона среди деревьев и кустарников на месте отмершего куста *Calligonum setosum* с деградирующей дерниной мха (60 побегов *Carex physodes*); *Б* — площадка в средней части склона (25 побегов *C. physodes*); *В* — площадка в котловине. спорулирующих стеблей мха нет (16 побегов *C. physodes*).

1 — ювенильная дернина; *2* — молодая дернина, отдельные участки ее со спорогонами; *3* — средневозрастная дернина, иногда с единичными спорогонами; *4* — старая дернина без спорогонов; *5* — эродированная поверхность с пленкой из водорослей (встречаются отдельные побеги мха); *6* — напочвенные лишайники *Collema granulatum*; *7* — стебли *Carex physodes*; *8* — *Veronica campylopoda*; *9* — *Bromus tectorum*; *10* — трещины, создающие нечеткую сеть полигонов на поверхности почвы.

образцов в пределах каждого экотопа обеспечивало получение по возможности достоверных данных.

В пределах каждого экотопа моховая дернина довольно разнородна (табл. 1 и 2; рис. 1, *А—В*). Особенно четко это проявляется при деградации подкронных моховых дернин, наступающей после гибели кустов (рис. 1, *А*). Нарушение целостности моховой дернины сопровождается поселением среди нее эфемеров и *Carex physodes*.

На подкронных участках саксаула, несмотря на более благоприятный температурный режим (температура здесь на несколько градусов ниже, чем на открытых участках) и лучшие условия увлажнения, мхи полностью отсутствуют. Следует думать, что развитию мхов под кроной саксаула препятствует прежде всего солончаковатость почвы (общая щелочность 20 мг.-экв.; см.: Н. И. Базилевич и др., 1972). Развитие наблюдалось лишь по периферии подкронного пятна, в зоне контакта с осоковым покровом.[5] Мхи по окраине солончакового подкронного пятна под саксаулом

[5] В зоне контакта был найден мох из сем. *Pottiaceae* — *Pterygoneurum subsessile*; он встречается здесь в виде примеси к основному строителю синузии *Tortula desertorum*.

развиваются вместе с почвенными водорослями и не образуют дернины, тогда как на склонах и в котловинах вполне сформирована мохово-водорослевая синузия. В ее состав входят виды водорослей, являющиеся доминантами в илаково-моховом черносаксаульнике, — *Phormidium fragile* (Menegh.) Gom. и *Microcoleus vaginatus* (Vauch.) Gom., а в виде примеси — одноклеточная зеленая водоросль *Dictyococcus varians* Gerneck emend. Starr. Кроме того, здесь развиваются и напочвенные лишайники.

Взаимоотношения мхов и водорослей — двух постоянных компонентов напочвенных синузий пустынь, находящихся в сложном взаимодействии, — пока совершенно не изучены.

До определенного момента развитие моховой синузии не создает неблагоприятных условий для водорослей. Даже в разреженной синузии *Tortula desertorum* в поверхностном слое почвы (до 2.5 см) располагается очень густая сеть ризоидов. Они перехватывают влагу, которая при отсутствии мхов быстро фильтруется и в этом случае используется корневой системой осоки. Мохово-водорослевая корка сохраняет здесь влагу в поверхностном слое почвы на более продолжительный срок благодаря ее высокой водоудерживающей способности — (37—41%), еще больше она у дернины мха, развивающегося в подкустовой зоне, — 88% (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Влагоемкость водорослевых, мохово-водорослевых корок и моховой дернины в осоково-моховом черносаксаульнике (Репетек, 25 X 1974)

Экотоп	Площадь корки, см²	Толщина корки, см	Объем корки, см³	Вес воздушно-сухой корки P, г	Вес водонасыщенной корки P_1, г	Вес удерживаемой воды P_2, г	Полная влагоемкость $\left(\frac{P_2}{P}\right) \cdot 100\%$
Моховая дернина под кустом	10	2.3	23.0	15.0	28.2	13.2	88
Склон бугра, мохово-водорослевая корка	12.5	1.8	22.0	27.2	38.4	11.2	41
Котловина, мохово-водорослевая корка	12	1.8	21.6	21.5	29.5	8.0	37
Водорослевая корка без мха	12	2.0	24.0	34.7	44.9	10.25	29

После дождя открытые участки поверхности склонов бугров и котловин быстро высыхают, приобретая белесый оттенок, тогда как участки, занятые моховыми синузиями, выделяются темно-серыми пятнами, что свидетельствует о еще сохранившейся здесь влаге в поверхностном горизонте. Исключительно высокой водоудерживающей способностью моховой дернины (88%!) объясняется гибель кустарников, под пологом которых развивается моховая дернина: влага небольших осадков (среднее годовое количество 100—120 мм) остается в самом поверхностном слое, не достигая корней. Правда, *Ephedra strobilacea*, способная давать многочисленную поросль, избегает гибели; нередко у нее можно наблюдать образование «ведьминого кольца», возникновение которого, возможно, объясняется не только возрастом, но и конкурентными взаимоотношениями со мхом.

Ко времени смыкания стеблей мха и образования сплошной дернины, что происходит под кронами хорошо развитых средневозрастных кустов *Ephedra* и *Calligonum*, водоросли исчезают.

Старая плотная моховая дернина под такими кустами имеет толщину до 2.5 см. Стебель мха в начале своего развития может иметь 1—2 боковых ветви, затем образуются ветви второго порядка; таким образом у одной особи бывает до 7—8 и более ветвей, что и обусловливает плотность дер-

нины. В такой дернине в среднем на 1 см² было 28 особей с 1 побегом, 14 особей с 3 побегами и 1 особь с 4 побегами, что в сумме составляло 74 побега, а их биомасса достигала 400 мг/см². Средневозрастные дернины имели 73—176 побегов (табл. 1 и 2).

Мхи под кустарниками обычно проходят весь жизненный цикл, в том числе стадию спорофита, благодаря чему они могут снабжать спорами окружающее пространство. Это имеет большое значение, если учесть, что почти во всех остальных экотопах — на буграх, склонах бугров и в котловинах между буграми, за исключением окраиных зон подкронных пятен саксаулов, мхи, как правило, не достигают стадии спороношения и новые стебли мхов образуются вегетативным путем.

Молодые моховые дернины под кроной кустарников значительно тоньше — до 1.5 см, а стебли, отличающиеся ярко-зеленым цветом, всего на 0.3—0.5 мм возвышаются над поверхностью. Число побегов вдвое больше, чем в старых дернинах, до 140, вследствие чего биомасса этих дернин не намного меньше, чем у старых: она достигает в среднем 300 мг/см² (см. табл. 1).

По возрастному составу моховые синузии подкустовых зон наиболее неоднородны. После отмирания куста, когда условия существования мха резко изменяются в худшую сторону, моховая дернина начинает деградировать (рис. 1, *А*). Подобная картина наблюдается также в моховых дернинах под живыми кустами и на отдельных участках склонов, где исчерпаны благоприятные условия для их развития. Изменение плотности популяций мха проявляется в серии эндоэкогенетических сукцессионных изменений. Градации плотности дернины достаточно четко выделяются визуально, но определение длительности отдельных стадий сукцессий пока затруднительно.

В процессе жизнедеятельности мха под дерниной очень сильно изменяются почвенные условия, в частности значительно увеличивается процент пылеватых частиц. Для таких условий характерны разновозрастность участков дернины и небольшое количество стеблей мха на 1 см² — всего до 40, из которых приходится приблизительно поровну на молодые и старые, почти не вегетирующие побеги.

Наиболее полно моховая синузия выражена в илаково-моховых черносаксаульниках на склонах северной экспозиции, где ее покрытие может достигать 40%.[6] Участки моховой синузии с более старой дерниной (коркой) мощностью 2.2 см и со стеблями высотой 1.8—2 мм (74 побега на 1 см², из них 20 побегов активно вегетируют) имеют биомассу 250 мг/см². Менее старые дернины на склонах образуют довольно рыхлую корку толщиной 1.3 см, со стеблями высотой всего 0.1—0.3 мм (109 побегов на 1 см², 16 вегетирующих и 93 не вегетирующих); биомасса — 150 мг/см² (по данным для апреля 1973 г.).

Менее благоприятным местообитанием синузии мхов, по сравнению с подкронными зонами кустарников и склонами бугров, являются котловины, которые не испытывают заметного опесчанивания или засоления. Синузия мха в котловинах наименее выражена, дернина мха имеет мощность 0.8—1.3 см, высота стеблей 0.01—0.1 мм (табл. 1 и 2). Поверхностная корка, или дернина, обычно рыхлая, легко разрушающаяся. Биомасса моховой дернины в котловине 100—200 мг, но может достигать 300 мг/см². Значительная доля ее приходится на густую сеть ризоидов, которой охвачен поверхностный сантиметровый слой песка. По-видимому, из-за сильного прогревания и (хотя и очень ограниченного) поступления песчаного материала, из язв дефляции, за счет выбросов из нор и других местных источников котловины являются наименее благоприятным местообитанием.

В котловинах, так же как и на склонах, в напочвенной синузии довольно хорошо представлен водорослевый компонент, который образуют *Mic-*

[6] На участках, где сомкнутость саксаула велика, покрытие мхом составляет, по подсчетам А. Б. Георгиевского, всего 2%.

rocoleus vaginatus, виды родов *Schizothrix* и *Phormidium*, относящиеся к синезеленым водорослям, а также *Neochloris wimmeri* (Rabenh.) Archib. et Bold и другие одноклеточные зеленые водоросли. Последние в ранневесенний период обильно развиваются и создают аспекты; они наблюдаются в виде налетов оранжево-красного оттенка на поверхности почвы.[7] В этих экотопах — на склонах бугров и в котловинах, на закрепленных песках, занятых саксаульниками, в мохово-водорослевой синузии, развиваются лишайники — третий компонент споровых растений, характерный для пустынь (Friedmann, Galun, 1974). Более обильно представлена *Collema granulatum* (L.) Röhl., к которой примешивались *Endocarpon sinense* Magn. и *Caloplaca* sp.[8] Склоны бугров и котловины существенно отличаются в этом отношении от подкустовых зон, где условия изменяются значительно быстрее, так как годичная продукция мха очень велика; она составляет около 80 мг/см^2, что исключает появление в подкустовых дернинах лишайников.

Большой интерес представляет анализ возрастных групп и жизненных состояний особей популяции (Работнов, 1950). В связи с этим в благоприятные влажные весны 1973 и 1974 гг. был детально изучен состав популяций синузии мха на склонах бугров и в котловинах в осоково-моховом черносаксаульнике.

Весной 1974 г. в популяции *Tortula desertorum*, представляющей выраженную моховую синузию, хорошо различались четыре возрастных категории (*а*, *б*, *в*, *г*), в свою очередь распределяющиеся по двум группам (*а*, *б*) и (*в*, *г*) по их жизненному состоянию (рис. 2): I группа: а) стебли мха темно-коричневые без спорогонов; б) стебли мха темно-коричневые с пустыми спорогонами — без спор; II группа: в) стебли ярко-зеленые (активно вегетирующие) с молодыми спорогонами и еще незрелыми спорами; г) стебли ярко-зеленые, но без спорогонов.

Первую группу составляют особи мха *а* и *б*. Весной 1974 г. у них почти не было прироста. Они выделяются стеблями с темно-коричневыми листьями. Это гаметофиты *а* и *б* . Гаметофит *а* появился весной 1971 г.; весной следующего, 1972 года эта особь прошла стадию спорофита и образовала спорогон; споры созрели к осени 1972 г. и зимой-весной 1973 г. дали начало протонеме, а из нее возникла особь мха *в*. Особь *а*, завершив споруляцию осенью 1972 г., весной 1973 г. еще несла старую, пустую коробочку, а к осени или к весне 1974 г. она представляла собою старый стебель мха (рис. 3) с темно-коричневыми листьями и хорошо выраженной, выступающей за пределы листовой пластинки жилкой; вследствие этого старые коричневые дернины мха имеют седой оттенок. Особь *в*, возникшая из споры особи *а*, весной 1974 г. достигла стадии спорофита — в это время на ней наблюдались молодые ярко-зеленые коробочки на высоких ярко-желтых ножках, наполненные зелеными незрелыми спорами. Особь *б* появилась соответственно на год позже; к весне 1974 г. она еще сохранила уже потемневшую и пустую коробочку.

Вторая группа включала активно вегетирующие особи *в* и *г* с мягкими ярко-зелеными листьями. Эта группа состояла из особей разных возрастных категорий: *в* — гаметофит со спорофитом и *г* — зеленые, только что появившиеся стебельки мха — гаметофита; это самая молодая возрастная категория, наблюдавшаяся в данный период. Вероятно, особь *г* при благоприятных условиях весной 1975 г. могла бы достигнуть стадии спорофита, образовав коробочку со спорами.

---

[7] Как показали новые исследования, интенсивное накопление водорослевыми клетками каротиноидов связано либо с повышенной концентрацией солей (Kessler, 1974), либо с дефицитом азота в среде (Ананьева, Верзилин, 1973; Grimme, Porra, 1974, и др.). На межкронных площадях, занятых *Carex physodes*, содержание солей не превышает 0.06% (Базилевич и др., 1972); поэтому накопление каротиноидов водорослями в песчаных пустынях может быть объяснено дефицитом азота в весенний период; мы предполагаем, что позднее деятельность азотфиксирующих синезеленых водорослей уменьшает недостаток азота.

[8] Лишайники определены Л. И. Бредкиной, которой я выражаю свою искреннюю признательность.

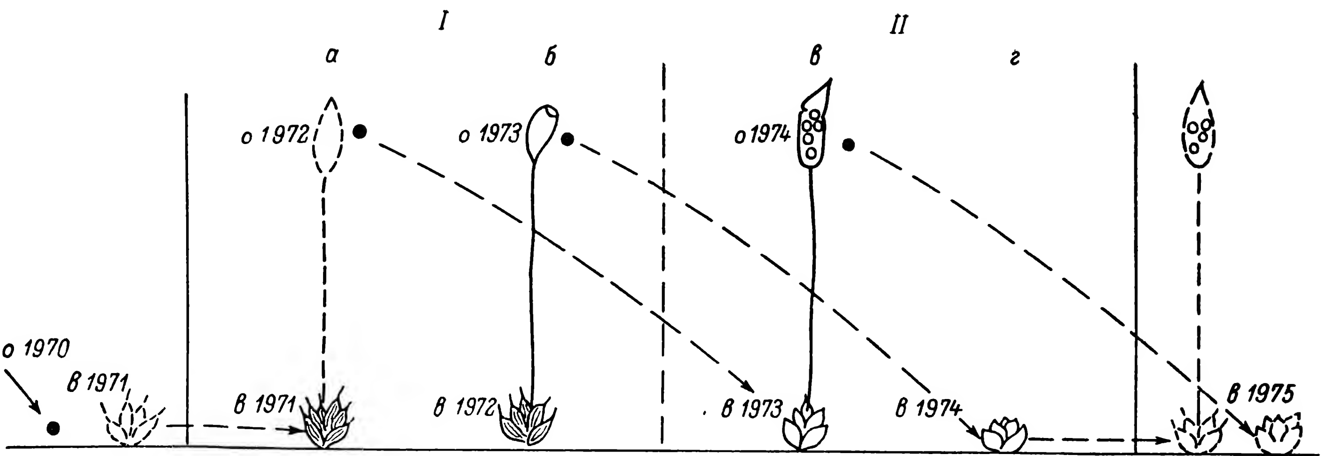


Рис. 2. Возрастной состав популяции мха в осоково-моховом черносаксаульнике.

а—г — возрастные категории мха, наблюдавшиеся весной 1974 г.; *I* — слабо вегетирующие, *II* — активно вегетирующие. *в* — весна, *о* — осень; пунктирной линией обозначены особи мха или его части, уже отмершие или еще не образовавшиеся.

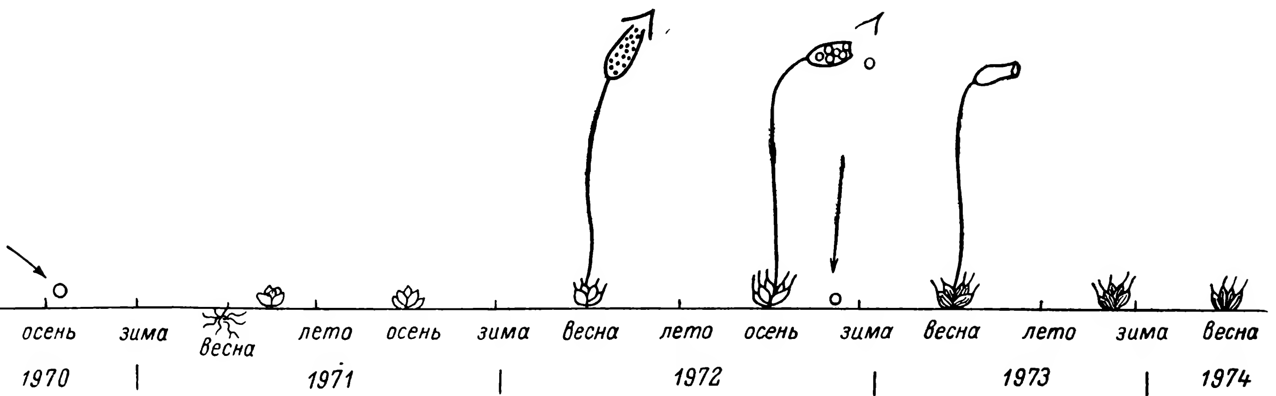


Рис. 3. Схема жизненного цикла *Tortula desertorum* (на примере особи *а*; см. рис. 2).

Остались неясными следующие вопросы: сколько времени требуется для прорастания споры и какова продолжительность жизни протонемы, а также сколько времени формируется гаметофит? Известно, например, что для прохождения полного жизненного цикла мха *Funaria hygrometrica* нужно 8—9 месяцев. Вероятно, спора, попавшая в почву осенью, прорастает весной; при микроскопировании почвенной суспензии весной я неоднократно наблюдала прорастающие споры. Гаметофит достигает зрелости лишь к весне следующего года, и образование коробочек наблюдается только в весенний период. Периодичность роста находится в соответствии с периодичностью погодных условий, поэтому в относительно мягкие зимы жизненный цикл мха, вероятно, проходит в несколько иные, более ранние сроки. Напротив, в засушливые годы спорогоны, как правило, отсутствуют, либо наблюдается обилие недоразвитых спорогонов. Для ряда лет со средними погодными условиями можно принять следующую схему онтогенеза (рис. 3).

Анализ стадий развития мха показывает, что гаметофит существует несколько лет (не менее трех, как показано на рис. 3); его роль в создании биомассы значительна в первые два года; после прохождения стадии спорофита почти не образуются новые листья. По-видимому, старые дернины мха под кустами могут достигать 6—10-летнего возраста, средневозрастные — 4—7 лет; те и другие характеризуются небольшим приростом и образуют, как правило, мало коробочек. Молодые дернины имеют возраст от 1 года до 4 лет. В неблагоприятных условиях (особенно на южных склонах и в котловинах мелкобугристых песков) моховая синузия редко переходит во вторую возрастную группу (4—7 лет). Развитие моховой синузии здесь происходит за счет возникновения новых стеблей мха.

Нами установлено, что у *Tortula desertorum* в поверхностном слое почвы на ризоидах развиваются туберы, или ризоидальные геммы, служащие для вегетативного размножения. Они не отделяются от материнского организма, как это свойственно выводковым телам или почкам, а дают начало новому стеблю мха, который на первых порах использует имеющийся ризоидальный войлок. Можно предположить, что в некоторых случаях туберы служат вместилищем запасных веществ и тогда функция вегетативного размножения их подавляется. Туберы обычно темно-коричневого цвета и имеют сферическую форму (рис. 4). Размер их колеблется в пределах 150—260 мкм, а клетки эпидермы около 10 мкм в диаметре. Я наблюдала и не полностью сформировавшиеся туберы размером 49×35 мкм и слегка вытянутой формы. Обильное развитие у *T. desertorum* туберов объясняет исключительно широкое распространение этого мха в песчаных пустынях, а также по всей аридной зоне. Наличие туберов впервые отмечено нами для мхов пустынь. Они свойственны также мхам других местообитаний (Whitehouse, 1966), однако несомненно, связаны с неблагоприятными условиями развития.

Вследствие очень большой изменчивости плотности моховых синузий (табл. 1 и 2) и различной степени покрытия в разных экотопах определение средней биомассы представляет довольно трудную задачу. Средний вес дернин для каждого экотопа был определен с учетом процентного соотношения площадей, занятых дернинами разного типа и возраста. Например, на бугре старая дернина занимает 0.1 площади, а средневозрастная и молодая по 0.45; исходя из этого установлено, что средний вес на единицу площади составляет 76 мг/см² (табл. 2). Максимальным он был у дернин под эфедрой — 690 мг/см², а средний вес для сообщества в целом — 200—230 мг/см². В сомкнутых участках саксаульников покрытие *T. desertorum* составляло 2%, а биомасса — 2 кг/м², 400 кг/га, или 0.4 т/га; в более разреженных участках она значительно выше.

В исследованных осоково-моховых черносаксаульниках при отсутствии выпаса моховая синузия покрывает около 30—40% площади; при этом она образует биомассу 6—9 т/га. На основе наших предварительных подсчетов мы указали для черносаксаульников заниженную величину биомассы

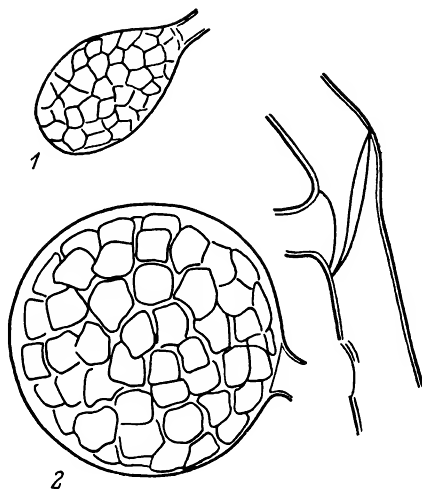


Рис. 4. Туберы, или ризоидальные геммы, развивающиеся на ризоидах *Tortula desertorum* в поверхностном слое почвы.

1 — не вполне сформировавшийся тубер, *2* — зрелый тубер.

моховой синузии — 0.2 т/га (Новичкова-Иванова, 1975). Следует подчеркнуть, что значительную долю биомассы составляют подземная часть побегов мха и густо покрывающий ее ризоидальный войлок. Система ризоидов мха скрепляет поверхностный слой песка толщиной от 0.6 до 2.2 см.

В связи с тем, что сведений о биомассе и продукции мхов пока очень мало, целесообразно упомянуть об исследованиях, проведенных в других географических широтах. Биомасса мхов в травяных сообществах Канады составляет 17 г/м^2, или 0.17 т/га (данные D. R. Cullimore и A. McCann, цит. по: Coupland, 1973), т. е. значительно ниже биомассы моховой синузии в саксаульниках Каракумов. Первичная продукция мха *Pseudoscleropodium purum* (Hedw.) Fleisch. в сосновых насаждениях на известняках во Франции невелика — 40 г/м^2 в год (Kilbertus, 1975), тогда как минимальная первичная продукция мха в саксаульниках была 100 г/м^2 (табл. 2). Сопоставление этих данных показывает исключительно важное значение моховой синузии в растительных сообществах песчаных пустынь. Имеющиеся сведения подтверждают мнение, что развитие мхов существенно влияет на рост высших растений и уменьшает общую продуктивность сообществ (Мирошниченко, 1975).

Органическое вещество, синтезируемое мхами и почвенными водорослями, в песчаных пустынях играет особую роль, хотя оно составляет небольшую часть от общей биомассы растительного сообщества. Мхи вегетируют в прохладный период года (зима, весна), у водорослей вегетация тоже начинается ранней весной; поэтому учитывая высокую скорость минерализации органического вещества в пустыне следует признать, что их фитомасса в весенний период является почти единственным и наиболее доступным источником питания бактерий, почвенных простейших и многочисленных насекомых;[9] следовательно, она является начальным звеном трофических цепей в этих экосистемах.

В пустынях почвенная влага используется в высшей степени рационально вследствие развития специализированных ниш (Noy-Meir, 1973). Одной из таких ниш является мохово-водорослевая синузия (а не чисто моховая, как это считают Э. Н. Благовещенский и В. П. Бут, 1968), существенным образом повышающая структурную насыщенность пустынных сообществ восточно-средиземноморского типа.

Рассмотренные здесь некоторые эколого-биологические особенности моховой синузии являются лишь частью проблемы формирования биогеоценотического равновесия между напочвенной мохово-водорослевой синузией и ярусами кустарников и трав.

[9] По устному сообщению В. Г. Каплина и В. И. Кузнецова, изучающих консортивные связи энтомофауны в песчаной пустыне Каракумы, ими установлен ряд тесных взаимоотношений ее со споровыми растениями: водорослями, грибами и мхами.

Разработка этой проблемы представляет не только теоретический интерес. Возможность регулирования развития моховой синузии имеет важное значение для повышения продуктивности пастбищ пустынь.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова А. Л., И. И. Абрамов. (1959). О мхах Армении. Тр. БИН АН СССР, сер. II, Споровые растения, 12. — Ананьева Т. И., Н. Н. Верзилин. (1973). Влияние азотного голодания и последующего длительного нахождения в темноте на обмен веществ *Chlorella* sp. Вестн. ЛГУ, 15, Биология, 3. — Базилевич Н. И., Н. Л. Чепурко, Л. Е. Родин, Ю. М. Мирошниченко. (1972). Биогеохимия и продуктивность черносаксаульников Юго-Восточных Каракумов. Проблемы освоения пустынь, 5. — Благовещенский Э. Н., В. П. Бут. (1968). Водоросли песков пустыни Тар. ДАН Тадж. ССР, XI, 3. — Гунин П. Д., В. Я. Дарымов. (1969). Новые данные о распределении влажности почво-грунтов в Восточных Каракумах. Вестн. МГУ, География, 3. — Гунин П. Д., В. Я. Дарымов, С. В. Вейисов. (1972). Ландшафтная характеристика Репетекского заповедника. В кн.: Опыт изучения и освоения Восточных Каракумов, Ашхабад. — Гунин П. Д., М. Ишанкулиев, Р. К. Тогызаев. (1972). О фитоценологической сложности саксаульников Восточных Каракумов. В кн.: Опыт изучения и освоения Восточных Каракумов. Ашхабад. — Коровин Е. П. (1961). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. — Лавренко Е. М. (1962). Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. — Лавренко Е. М. (1965). Провинциальное разделение Центральноазиатской и Ирано-Туранской подобластей Афро-Азиатской пустынной области. Бот. ж., 50, 1. — Лазаренко А. С. (1938). Матеріалы до бріофлори Средньоі Азіі. Ж. Інст. ботан. АН УРСР, 26—27. — Мирошниченко Ю. М. (1975). Изменение структуры саксаульников под влиянием выпаса и зарастания мхом в Восточных Каракумах. Проблемы освоения пустынь, 5. — Мирошниченко Ю. М., Р. К. Тогызаев. (1972). Закономерности распределения растительности и ее продуктивности в фитоценозах Восточных Каракумов. В кн.: Опыт изучения и освоения Восточных Каракумов. Ашхабад. — Морозова О. И. (1938). Влияние выпаса на пастбища пустынной зоны. В кн.: Сельскохозяйственное освоение пустынь Средней Азии. Ташкент. — Морозова О. И. (1946). Пастбищное хозяйство в каракулеводстве Средней Азии. — Морозова О. И. (1950). Проблема изучения и освоения пустынных пастбищ Средней Азии. В кн.: Пустыни СССР и их освоение. М.—Л. — Нечаева Н. Т. (1945). Влияние выпаса на пастбищную растительность Каракумов. Изв. Турк. ФАН СССР, 4. — Никитин С. А. (1954). Растительность междуречий Кушума, Урала и Эмбы и ее кормовые ресурсы. В кн.: Вопросы улучшения кормовой базы в степной, полупустынной и пустынной зонах СССР. М.—Л. — Новичкова-Иванова Л. Н. (1975). Продукция споровых растений. Ресурсы биосферы. 1. — Порецкий А. С., Ф. Н. Русанов, К. С. Афанасьев. (1936). Растительные группировки Кара-Калпакских Кызыл-Кумов. Тр. СОПС АН СССР, Кара-Калпакская сер., 4. — Прозоровский А. В. (1940). Полупустыни и пустыни СССР. В кн.: Растительность СССР, II. — Работнов Т. А. (1950). Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. Пробл. бот., 1. — Родин Л. Е. (1940). Основные черты растительного покрова Северных (Заунгузских) Каракумов. Природные ресурсы Каракумов, 1. — Родин Л. Е. (1948). Материалы к изучению растительности Северных и Заунгузских Каракумов. Тр. БИН АН СССР, сер. III. Геоботаника, 5. — Родин Л. Е. (1956). Саксаульники и кустарниковые пустыни. В кн.: Растительный покров СССР, 2. — Родин Л. Е. (1961). Динамика растительности пустынь (на примере западной Туркмении). — Родин Л. Е. (1963). Растительность пустынь Западной Туркмении. — Савич-Любицкая Л. И., З. Н. Смирнова. (1970). Определитель листостебельных мхов СССР. — Скобелев В. К. (1953). Смены растительных группировок в песчаной пустыне Каракумы. Бот. ж., 38, 1. — Чиковани Н. В. (1974). К сравнительному анализу бриофлоры аридных редколесий Кавказа и Средней Азии. V конф. по споровым растениям Средней Азии и Казахстана. Ашхабад. — Шингарева Е. А. (1940). Кормовые ресурсы северных Каракумов. Природные ресурсы Каракумов, 1. — Coupland R. T. (1973). Algae and moss population in soil. Canadian Committee IBP, Matador Project. Techn. Rep., № 23. — Friedmann E. I., M. Galun. (1974). Desert algae, lichens and fungi. Desert biology, II. — Grimme L. H., R. J. Porra. (1974). The regreening of nitrogen-deficient *Chlorella fusca*. Arch. Mikrobiol., 99, 2. — Henderson D. M., C. W. Muirhead. (1955). Contributions to the Bryophyte Flora of Turkey. Not. Roy Bot. Garden Edinb., 22, 1. — Kessler E. (1974). Physiologische und biochemische Beiträge zur Taxonomie der Gattung Chlorella. IX. Salzresistenz als taxonomisches Merkmal. Arch. Mikrobiol., 100, 1. — Kilbertus G. (1975). Etude écologique de la strate muscinale dans une pinéde sur calcaire lusitanien en Lorraine. Ecologie du sol. Rech. Cooper. Programm № 40. — Noy-Meir I. (1973). Desert ecosystems: environment and producers. Ann. Rev. Ecology and Systematics, 4. — Schiffner V. (1908). Beiträge zur Kennt-

nis der Bryophyten von Persia und Lydia. Oest. Bot. Zeitschr., 58. — S c h i f f n e r V. (1913). Bryophyta aus Mesopotamien und Kurdistan, Syrien, Rhodos, Mytilini und Prinkipo. Ann. Natur. Mus., Wien, 27. — S o n e s s o n M. (1972). Studies in production and turnevor of Bryophytes at Stordalen 1972. Swedish IBP Tundra Project Techn. Rep., 1. — T o w n s e n d C. C. (1966). Mosses from Iran and Afganistan. Trans. British Bryologic. Soc., 5, 1. — W h i t e h o u s e H. L. K. (1966). The occurrence of tubers in European mosses. Trans. British Bryologic. Soc., 5, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 27 X 1975.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 (477)58 : 006.22

УКРАИНСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО В 1975 ГОДУ

V. S. TKACHENKO. THE UKRAINIAN BOTANICAL SOCIETY IN 1975

Украинское ботаническое общество (филиал ВБО) уделяло большое внимание важнейшему событию 1975 года — XII Международному ботаническому конгрессу (МБК), состоявшемуся в Советском Союзе. В организации и подготовке Конгресса приняли участие многие члены УБО, и свыше 150 человек участвовали в его работе. В организации и проведении послеконгрессных ботанических экскурсий по трем маршрутам значительную роль сыграли Асканийское и Донецкое отделения, центральная организация (Киев) и Ялтинская группа УБО. Деятельность центральной организации УБО (481 член) была сосредоточена на проведении общих собраний и заседаний семи секций. План работы их был утвержден Президиумом совета УБО и распространен среди членов организации.

В 1975 г. состоялось 7 общих собраний, на которых было заслушано 10 докладов и сообщений. Многие из них были посвящены памяти выдающихся ботаников (Н. С. Турчанинова, Е. И. Бордзиловского, Д. К. Зерова) и отчетам о ботанических экскурсиях и путешествиях (указанные выше послеконгрессные ботанические экскурсии; участие Д. Н. Доброчаевой и Б. Б. Ситенко в 10-м рейсе научно-исследовательского судна «Академик Вернадский»). В остальных докладах рассматривались вопросы флористики, геоботаники, паркостроительства, микологии и устойчивости растений в экстремальных условиях (В. Д. Авдеев, Т. Г. Гузенко, И. А. Дудка, Г. М. Илькун).

На 9 заседаниях **Секции флоры и растительности** (председатель М. И. Котов) было заслушано 13 докладов и сообщений, посвященных истории флоры и растительности (Н. А. Щекина), биологии, систематики и филогении отдельных видов и родов флоры УССР (О. Н. Дубовик, В. Г. Николаевский, Е. Е. Алексеев, М. В. Мирза, А. Ф. Токарский, П. Е. Вавриш, Е. П. Лихобабина), современному состоянию растительного покрова УССР и БССР (Т. Л. Андриенко, В. Н. Парфенов, Е. Н. Прядко), интродукции (И. И. Сикура) и др. М. И. Котов сообщил об итогах ботанической экскурсии на Енисей.

Секция микологии и фитопатологии (председатель И. А. Дудка) провела 8 заседаний, на которых было заслушано 16 докладов о современных проблемах флористики и систематики в микологии (М. Я. Зерова, Т. А. Мережко, С. П. Вассер, М. Ф. Смицкая и др.), о борьбе с поражениями растений и различного сырья, вызываемыми грибами (З. А. Пожар, Е. Н. Брояковская, В. Н. Шевченко, В. Н. Борисова и др.), а также о культуральных особенностях различных грибов (А. С. Бухало, Л. В. Смык, Е. С. Харкевич, Э. З. Коваль).

На 8 заседаниях **Секции альгологии** (председатель Д. А. Радзимовский) было заслушано 13 докладов, посвященных главным образом альгофлоре и ее динамике в озерах, водохранилищах и речных системах на территории республики (Д. А. Радзимовский, Н. А. Мошкова, Н. В. Кондратьева, В. О. Смирнов, З. И. Асаул и др.), а также происхождению и эволюции диатомовых и десмидиевых водорослей (Г. М. Паламарь-Мордвинцева, Н. С. Водопьян).

Секция физиологии растений (председатель Л. И. Мусатенко) в 1975 г. возобновила свою работу и провела 8 заседаний, на которых было заслушано 14 докладов и сообщений. Большинство их было посвящено физиолого-биохимическим и эколого-физиологическим проблемам (Р. Ф. Процко, А. В. Капля, А. А. Булах, В. Б. Варшавская и др.), рассматривались также вопросы генетической инженерии (Ю. Ю. Глеба, А. Д. Павленко) и методика физиологических исследований (Н. И. Петренко).

На 2 заседаниях секции, проведенных совместно с Ученым советом Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР, заслушаны доклады иностранных ученых о роли воды в росте растений (проф. Бурштрем, Швеция) и о растительных гормонах (проф. Ланг, США).

Секция учебников и методики преподавания ботаники (председатель Н. П. Масюк) провела 2 заседания, на которых обсуждались два доклада, посвященных анализу учебной литературы по ботанике для средней школы (Л. К. Полищук, В. П. Погребенник, М. Д. Латышенко, Г. С. Морочковская) и методике проведения практических

занятий по некоторым ботаническим дисциплинам (Л. Н. Карнаухова, Л. Ф. Кучерява).

Секция дендрологии и акклиматизации растений (председатель А. Л. Лыпа) и секция цитологии, эмбриологии и анатомии растений (председатель В. И. Малюк) отчетов не представили.

Значительную работу в 1975 г. провели областные отделения и группы УБО.

Донецкое отделение (председатель Е. Н. Кондратюк, 122 члена) провело 7 заседаний, на которых было заслушано 17 докладов. Преобладающее большинство их было посвящено изучению антропогенного влияния на растительный покров, формированию техногенных ландшафтов Донбасса и поискам путей оптимизации природной среды в условиях индустриализированных районов.

Отделение было инициатором и организатором регионального симпозиума «Охрана природы в заповедниках Донбасса» и Третьей республиканской конференции «Растения и промышленная среда».

Харьковское отделение (председатель Ю. Н. Прокудин, 99 членов) провело 7 заседаний, на которых было прочитано 10 докладов. Рассматривались результаты биогеоценологических (И. И. Смольянинов, И. Б. Шинкаренко, Т. Т. Говорова), фитоценологических (И. П. Федец), цитоэмбриологических (З. П. Коц, В. И. Максимова) и биохимических (Л. М. Картмазова, Е. И. Ладейщикова, А. И. Побегайло) исследований, а также некоторые вопросы методики таксономических исследований (Е. Ф. Маркова, В. И. Литвиненко и др.).

Львовское отделение (председатель Е. А. Малиновский, 102 члена) провело 6 заседаний. Было заслушано 5 докладов, в основном по биогеоценологии (Л. Е. Родин, М. А. Голубец, К. А. Малиновский, В. Г. Колищук) и по научным основам охраны природы (С. М. Стойко). Отделение выступило инициатором и организатором Первого республиканского совещания по вопросам биогеоценологии (28—30 X 1975, г. Львов) и принимало участие в организации и проведении XII МБК.

В **Днепропетровском отделении** (председатель А. Л. Бельгард, 75 членов) на 8 заседаниях было заслушано 10 докладов. Обсуждались вопросы экологии лесных фитоценозов (О. Г. Мирош), охраны окружающей среды в Днепропетровской области (А. Г. Лындя) и физиологии растений (В. П. Безсонова, Н. П. Коцюбинская).

Черновицкое отделение (председатель Г. Х. Молотковский, 36 членов) провело 4 заседания, на которых обсуждались вопросы охраны природы (Т. И. Солодкова, Н. П. Гордеева), результаты изучения влияния микроэлементов и удобрений на рост и развитие растений (П. И. Лопушанский, Б. П. Домбрович, С. С. Костишин, О. К. Диаковская) и других исследований в области физиологии растений (Г. Х. Молотковский, А. А. Сокол, В. Л. Данищук и др.). Отделение приняло активное участие в работе 31-й научной конференции преподавателей и студентов, посвященной 100-летию Черновицкого университета.

Симферопольское отделение (председатель Т. Д. Водопьянова, 32 члена) провело 8 заседаний. Было сделано 19 докладов и сообщений о результатах фитоценологических (Л. В. Животенко, А. Я. Попова, Н. С. Посохлярова, Т. Д. Водопьянова и др.), биоморфологических (А. П. Дикань, В. Н. Голубев, В. Г. Кобечинская), физиолого-биохимических (М. К. Манаков. С. Н. Кобузенко) и других исследований.

Асканийское отделение (председатель М. Г. Курдюк, 29 членов) провело 6 заседаний. Заслушаны 12 докладов, которые в основном были посвящены изучению природоохранного комплекса в Аскании-Нова (М. Г. Курдюк, Л. Н. Панова, В. Г. Водопьянова, Е. П. Веденьков, Б. В. Дубина и др.). Асканийское отделение выступило инициатором и организатором научно-методической конференции «Охрана природы в степной зоне УССР» (Аскания-Нова, май, 1975 г.). Оно осуществляло активную издательскую деятельность.

Лубенское отделение (председатель Д. А. Пакалн, 28 членов) организовало 4 заседания, на которых были сделаны 4 доклада, посвященных интродукции и использованию лекарственных растений (Д. А. Пакалн, А. П. Богарада, Э. С. Бойченко).

Ужгородское отделение (председатель В. И. Комендар, 27 членов) провело 4 заседания, на которых были сделаны 4 доклада о флоре (П. И. Голинка) и растительности (В. И. Комендар) Закарпатья, а также об их охране (С. С. Фодор). Доклад В. Ю. Мандрик был посвящен цитоэмбриологическим исследованиям представителей розановых в природных биогеоценозах.

В Житомирском отделении (председатель П. В. Литвак, 26 членов) на 4 заседаниях было сделано 13 докладов и сообщений. Много внимания уделялось лесоводству и лесомелиорации (В. А. Бузун, Ф. С. Комаров), садоводству (В. Г. Куян) и агротехнике сельскохозяйственных культур. Доклады П. В. Литвака были посвящены классификации надорганизменных систем.

Ивано-Франковское отделение (председатель П. А. Трибун, 25 членов) на 5 заседаниях рассмотрело ряд организационных вопросов. Были заслушаны 7 докладов, бóльшая часть которых посвящена физиологическим особенностям древесных пород (В. П. Стефурак, Н. В. Гаврилюк, П. А. Трибун, Т. Г. Шпильчак), а также некоторым вопросам лесной биогеоценологии и разработке методов борьбы с болезнями деревьев.

Херсонское отделение (председатель В. А. Сурков, 19 членов) провело 2 заседания, на которых было сделано 7 докладов. Большинство их было посвящено обсуждению результатов исследований морфогенеза культурных растений и некоторых представителей природной флоры (В. А. Сурков, Э. С. Кириллова, Г. Ф. Михайлец, А. А. Губченко и др.).

Тернопольская группа (уполномоченный С. В. Зелинка, 14 членов) провела 6 заседаний. Были рассмотрены некоторые организационные вопросы и заслушаны доклады об охране редких видов растений и состоянии заповедного дела на Тернопольщине, о ресурсах лекарственного сырья, а также по физиологии и эмбриологии растений.

Ялтинская группа (уполномоченная М. К. Кожевникова, 12 членов) на 3 заседаниях заслушала несколько научных и информационных докладов. Все члены группы приняли участие в работе XII МБК и приложили много усилий для организации и проведения послеконгрессной экскурсии по Горному Крыму (руководитель Н. И. Рубцов, исполнители — почти все члены группы).

Нежинская группа (уполномоченный А. Я. Гречаненко, 12 членов) провела 3 заседания. Рассматривались организационные вопросы, были прочитаны также информационные доклады об участии членов группы в работе различных совещаний и о предстоящем очередном съезде УБО. К. А. Семенихина сделала доклад об изучении биогеоценозов малых рек черниговского Полесья.

Нижневоротская группа (уполномоченный О. П. Крысь, 11 членов) на 4 заседаниях заслушала 8 докладов и сообщений. Были освещены результаты изучения динамики фитоценозов (В. С. Ющак, Ф. Ф. Топольный, В. А. Грига и др.), биологических особенностей черноголовника многобрачного (О. П. Крысь, В. М. Коваленко), агротехники и продуктивности некоторых сельскохозяйственных культур (картофеля, льна и др.).

Криворожская группа (уполномоченный И. А. Добровольский, 11 членов) провела 7 заседаний. Обсуждались экологические, анатомо-морфологические и физиологические особенности растений местной флоры в зоне промышленных предприятий Криворожского бассейна, рассматривался также синценогенез на нарушенных экотопах отвалов (И. А. Давыдов, В. И. Шанда, И. А. Добровольский, Н. В. Гаевая и др.).

Полтавская группа (уполномоченный Р. В. Ганжа, 11 членов) на 5 заседаниях обсудила некоторые вопросы фитомелиорации (П. Н. Зозуля), охраны ботанических объектов (М. Д. Литвинова), микологии (Р. В. Ганжа) и эмбриологии растений (И. Н. Голубинский).

Мелитопольская группа (уполномоченный С. П. Черевко, 10 членов) на 7 заседаниях заслушала ряд научных докладов и сообщений по анатомии растений, микологии, лихенологии и т. д.

Белоцерковская группа (уполномоченная М. П. Донец, 9 членов) на 2 заседаниях заслушала несколько докладов о результатах изучения полиплоидных форм нескольких видов эспарцета (М. Н. Полишвайко, Л. И. Онищенко) и о некоторых методических разработках, касающихся преподавания ботаники в вузах.

Уманская группа (уполномоченный С. М. Гедзь, 9 членов) провела 6 заседаний. Были сделаны доклады и сообщения о результатах физиологических (С. М. Гедзь, Э. З. Сеньчук, Н. С. Зворская, О. И. Ерина и др.) и агротехнических (М. Д. Романенко) исследований.

Хомутовская группа (уполномоченный Н. П. Шупранов, 8 членов) на 5 заседаниях заслушала доклады и сообщения, посвященные некоторым вопросам изучения степных экосистем (А. А. Петрусенко, Н. П. Шупранов, В. И. Вакаренко, Л. В. Козлова, Л. А. Нечта), экологии степных местообитаний, байрачным лесам и ресурсам лекарственного сырья в Приазовских степях (А. П. Генов, Н. П. Шупранов, А. Т. Лавренов и др.).

Черкасская группа (уполномоченный И. Г. Дерий, 7 членов) провела 5 заседаний. Были сделаны 5 докладов по вопросам зеленого строительства, садоводства и овощеводства. А. Н. Моляка выступила с обзорным докладом о состоянии биогеоценологических исследований на Украине.

Издательская деятельность Общества заключалась в подготовке сборников «Достижения ботанической науки на Украине» (на укр. яз.). Один из них, содержащий аннотации докладов, прочитанных на общих собраниях УБО, заседаниях секций, отделений и групп УБО в 1971—1973 гг., вышел в свет в начале 1976 г. («Наукова думка», Киев, 1976). Подготовлен и сдан в печать очередной сборник «Достижений. . .» с аннотациями докладов, прочитанных в 1974 г. Продолжается редакционная подготовка «Справочника УБО» и сборника тезисов докладов, которые будут прочитаны на очередном, VI съезде УБО (Донецк, май 1977 г.).

Активную издательскую деятельность осуществляют некоторые отделения УБО. Так, Асканийское отделение издало сборник статей «Интродукция и паркостроительство» («Наукова думка», Киев, 1975, на укр. яз.). Он содержит материалы научно-производственной конференции по вопросам интродукции растений и паркового строительства в степной зоне УССР (май, 1974 г.). Продолжается подготовка сборника «Охрана природы в южной степи Украины» (на укр. яз.), в который войдут материалы упомянутой выше научно-методической конференции (Аскания-Нова, май, 1975 г.). Усилиями Львовского отделения подготовлен к печати сборник материалов Первого республиканского совещания по вопросам биогеоценологии.

Опубликованы следующие информационные материалы о работе Общества в 1975 г.: «Украинское ботаническое общество в 1974 г.» (Бот. ж., 60, 10, 1975), «Українське ботанічне товариство в 1974 р.» (Укр. бот. ж., 32, 2, 1975).

Члены Общества приняли участие в организации и работе десятков всесоюзных, республиканских и региональных совещаний, съездов, конференций и симпозиумов. В Киеве при участии УБО в 1975 г. были организованы и проведены Вторая Всесоюз-

ная конференция по культуре клеток растений (апрель, 1975 г.) и городской научно-технический семинар на тему «Пути оптимизации окружающей среды» (совместно с горкомом КПУ, исполкомом горсовета депутатов трудящихся Киева и Отделением общей биологии АН УССР).

Члены УБО проводят большую работу по распространению ботанических знаний среди населения. Они прочитали в общей сложности более 3000 лекций и опубликовали в газетах и журналах 320 научно-популярных статей, брошюр, буклетов, путеводителей, плакатов и листовок. Состоялось 158 выступлений по радио и телевидению. Ряд членов УБО ведет особые рубрики в телевизионной и радиопрограммах (например, «В мире растений», «Школьное научно-техническое общество»), руководят кружками юннатов и возглавляют лектории в дворцах пионеров. Во многих отделениях и группах УБО пропаганда ботанических знаний проводится среди учителей, врачей (конференции, курсы повышения квалификации, советы), среди школьников (организация выставок, изготовление гербариев, консультации, демонстрации фильмов и т. п.). Члены УБО в ряде городов УССР в качестве шефов оказывают помощь при проведении озеленения, оказывают помощь организациям, занимающимся заготовкой лекарственного сырья.

К концу 1975 г. УБО объединяло 1299 членов. Кроме центральной организации в Киеве, оно насчитывает 14 отделений и 13 групп в разных городах республики. В его состав входят 10 коллективных членов: Ботанический сад им. А. В. Фомина, Центральный республиканский ботанический сад АН УССР, Донецкий ботанический сад АН УССР, Никитский ботанический сад, дендропарки «Александрия» и «Тростянец», Ужгородский университет, Украинская зональная станция Всесоюзного института лекарственных растений (пос. Березоточа Лубенского района Полтавской области), Институт микробиологии и вирусологии АН УССР и Институт физиологии растений АН УССР.

5 февраля 1975 г. в Киеве состоялся пленум УБО, на котором обсуждались отчет о работе Общества в 1974 г. и отчет ревизионной комиссии; был решен вопрос о созыве VI съезда УБО в мае 1977 г. в Донецке. В резолюции были намечены задачи на ближайшее время, утвержден проект программы VI съезда УБО, а также отражены многие вопросы организационного порядка. Решения пленума успешно выполняются: активизировалась издательская деятельность УБО, возобновила работу секция физиологии растений, продолжался рост числа членов Общества, улучшилась организационная работа во многих отделениях и группах УБО, однако в ряде отделений и групп, а также в некоторых секциях УБО необходимо значительно улучшить работу.

В. С. Ткаченко.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 4 II 1976.

ИСПРАВЛЕНИЕ

В хроникальной статье «Всесоюзное совещание по вопросам охраны болот», опубликованной в «Ботаническом журнале» (т. 61, № 2, 1976 г.), в кратком изложении содержания моего выступления допущена неточность. Слова «В течение ближайших лет для добычи торфа для сельского хозяйства будет использовано 17 млн га болот» не соответствуют содержанию Генеральной схемы комплексного использования торфяных месторождений. Следовало сказать, что как пригодные для использования в качестве сельхозугодий в Генсхеме выделены 17 млн га торфяных болот.

А. Л. Ямпольский.

Vol. LXI *№ 8*

August, 1976

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

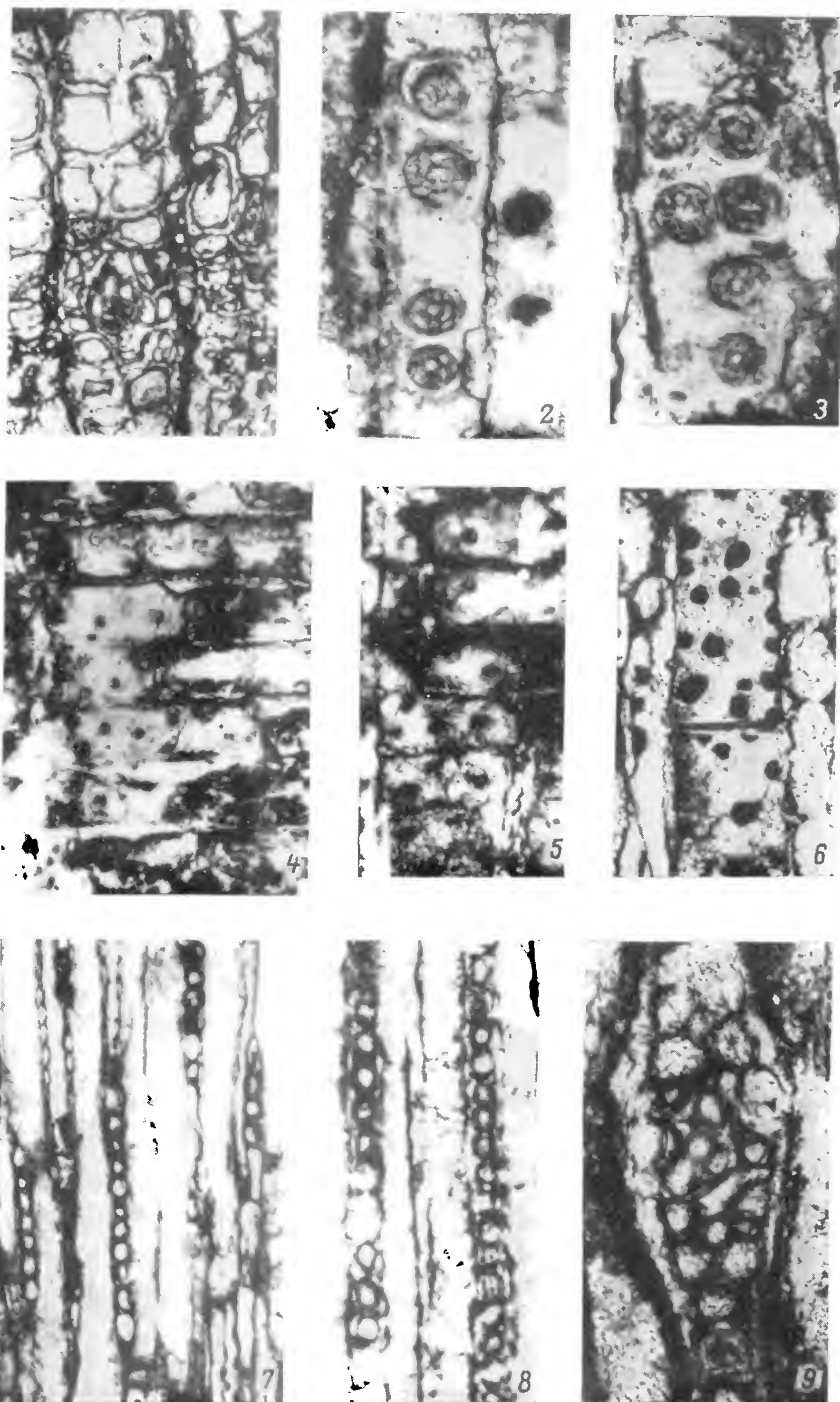


Таблица I

Larix sp. (*L.* cf. *kurilensis* Mayr). Обр. № 2—3/2; Исландия, Тьёрнес; плиоцен.

1 — поперечный срез: смоляной ход в поздней древесине, ×100; *2* — радиальный срез: однорядная поровость стенок трахеид, ×300; *3* — радиальный срез: двурядные супротивные поры на стенках трахеид, ×300; *4* — радиальный срез: поровость полей перекреста, ×300; *5* — то же, ×450; *6* — радиальный срез: древесная паренхима, ×300; *7* — тангентальный срез: сердцевинные лучи, ×100; *8* — то же, ×300; *9* — тангентальный срез: смоляной ход в луче, ×300.

К стр. 1121

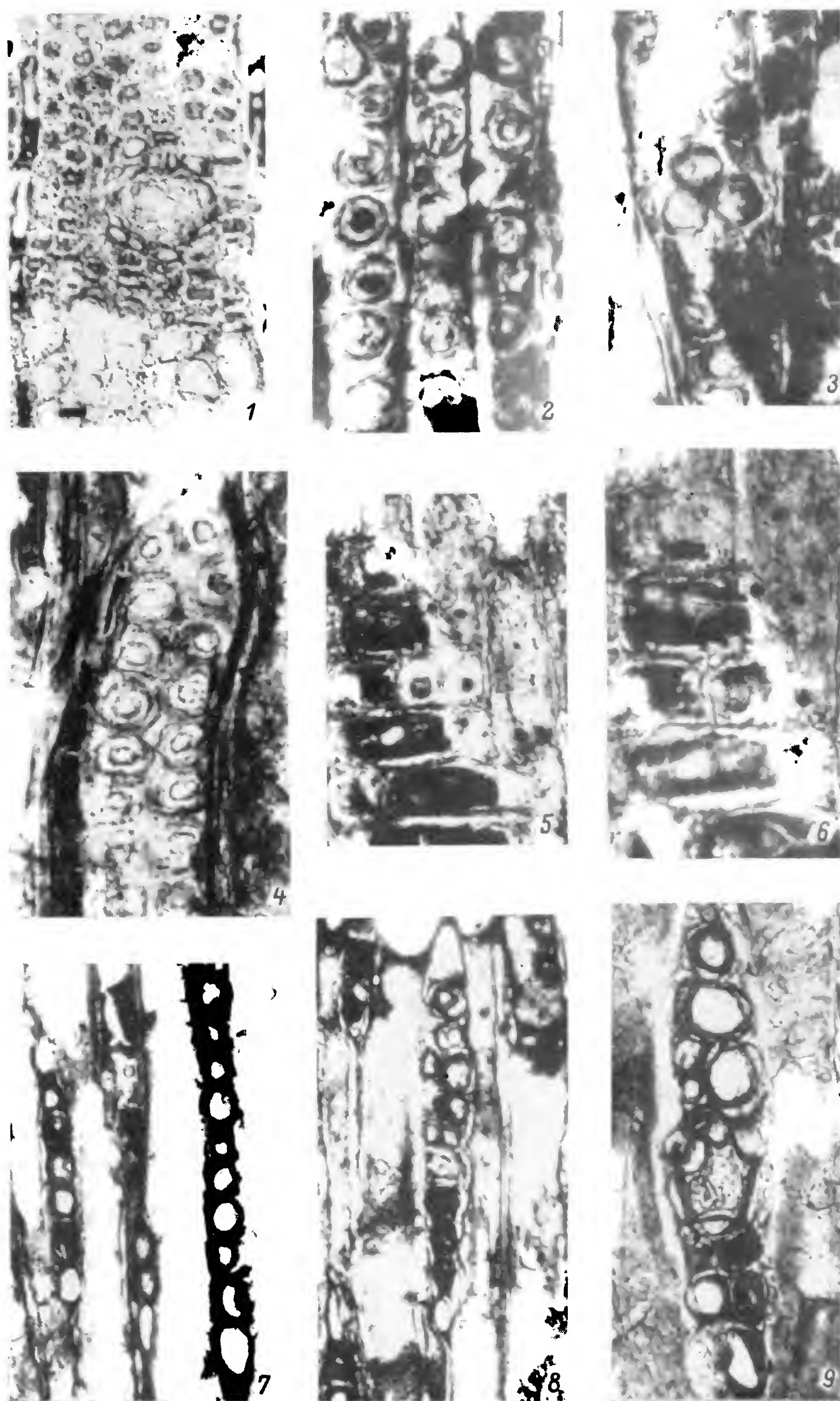


Таблица II

Piceoxylon benstedii (Stopes) Kräusel. Обр. № 2—2/4; Исландия, Тьёрнес; плиоцен.

1 — поперечный срез: смоляной ход в поздней древесине, ×100; *2* — радиальный срез: однорядные поры на стенках трахеид, ×300; *3* — радиальный срез: звездчатая группа из трех пор, ×300; *4* — радиальный срез: двурядная супротивная поровость стенок трахеид, ×300; *5* — радиальный срез: поровость полей перекреста, ×300; *6* — то же, ×450; *7* — тангентальный срез: сердцевинные лучи, ×300; *8* — тангентальный срез: луч с двурядным участком, ×300; *9* — тангентальный срез: смоляной ход в луче, ×300.

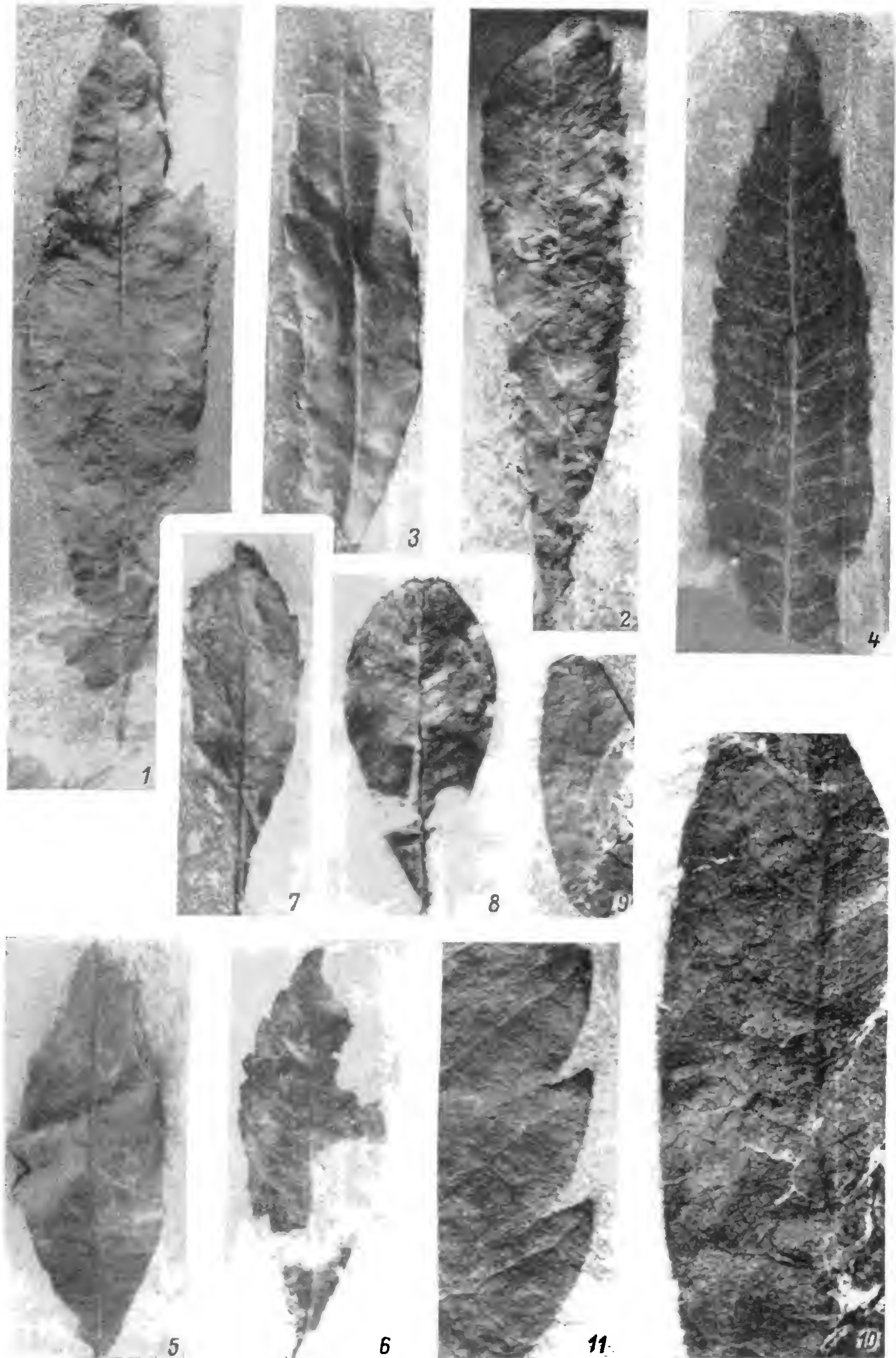


Таблица I

Myrica korfiensis Cheleb. sp. nov., нижнемедвежкинская подсвита, средний миоцен: *1* — экз. M611/16A, голотип; *2* — экз. 511/98K; *3* — экз. 511/98-12; *5* — экз. 511/98B; *6* — экз. 511/98E; *7* — экз. M610/9; *8* — экз. M610/16; *9* — экз. M610/8; *10* — экз. M610/8, деталь, ×3; *11* — экз. 511/98-15, деталь, ×3; *4* — 360/19, классическая свита верхний миоцен.

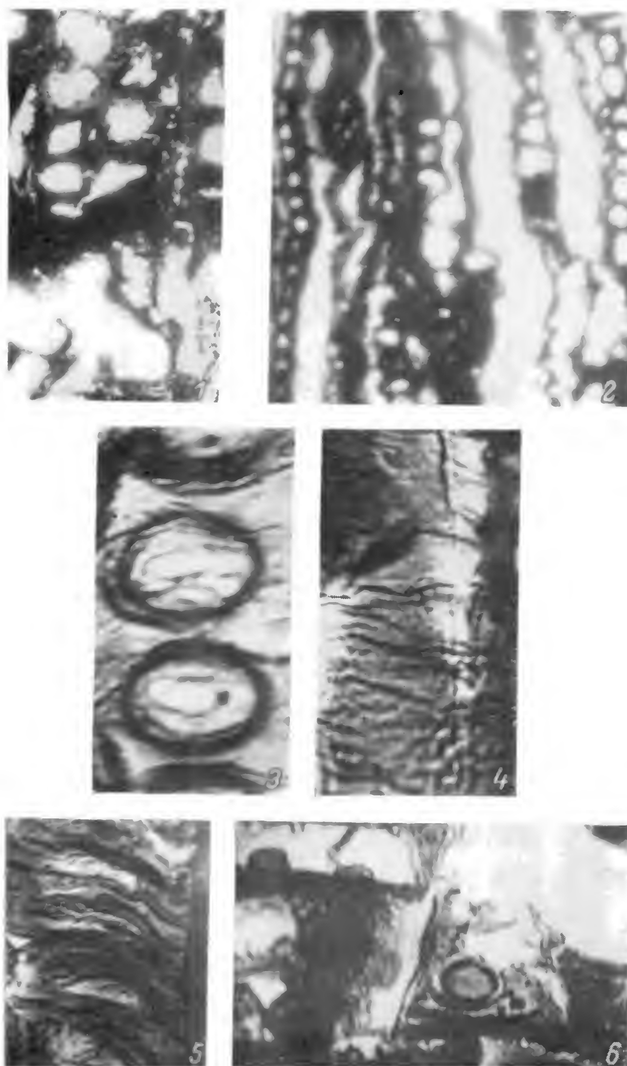
К стр. 1126.



Таблица II

1—2 — *Myrica korfiensis* Cheleb. f. *grossedentata*, классическая свита, верхний миоцен (*1* — экз. 360/6Б; голотип; *2* — экз. 360/1Б); *3* — *M. korfiensis* Cheleb. f. *korfiensis*, экз. 360/24Б, классическая свита; *4—13* — *Myrica comarifolia* Cheleb. sp. nov., верхнемедвежкинская подсвита, верхний миоцен (*4* — экз. 87/2А, голотип; *5* — противоотпечаток, деталь, ×2; *6* — экз. 87/15А; *7* — экз. 87/7; *8* — экз. 87/16А; *9* — экз. 87/20В; *10* — экз. 87/32А; *11* — экз. 87/30А; *12* — экз. 87/17Б; *13* — то же, ×3); *14* — экз. 87/17А; *15* — экз. 87/16Б.

К ст. Р. Х. Худайбердыева, У. К. Юнусова, стр. 1132



Sahnioxylon angrenicum Chudajb. et Jun. sp. nov.

1 — поперечный срез (годичные кольца и трахеиды), ×1080; *2* — тангентальный срез (видны сердцевинные лучи), ×1080; *3—6* — радиальный срез (*3* — однорядная, *4—5* — лестничная поровость трахеид; *6* — горизонтальные и вертикальные стенки сердцевинных лучей и купрессоидные поры на поле перекреста); *3* — ×5700; *4—6* — ×4800.

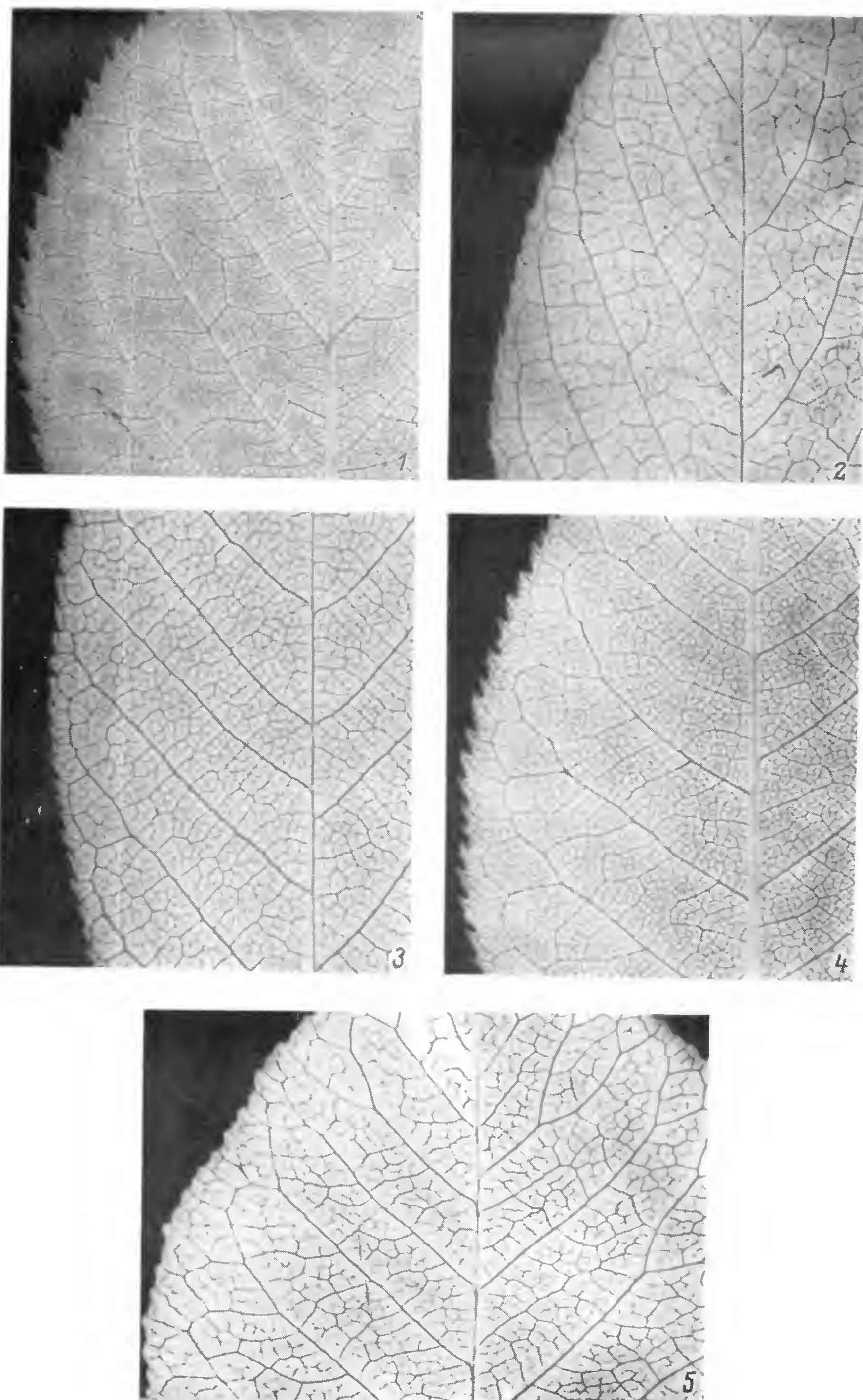


Рис. 1. *Padus maximowiczii*. Дуговидная форма жилок 1-го порядка, количество которых до 15 пар.
Рис. 2. *Padus maackii*. Углы между жилками 1-го порядка и главной жилкой острые, 35—55°.
Рис. 3. *Padus racemosa*. Захождение окончаний жилок в выемки преимущественно по внутреннему краю зубца.
Рис. 4. *Padus virginiana*. Захождение окончаний жилок в центр зубцов.
Рис. 5. *Padus mahaleb*. Многоугольная форма ячеек последнего порядка.

СОДЕРЖАНИЕ

Адрес редакции «Ботанического журнала»:
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1. Телефон 18-36-12
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *А. Х. Салтанаева* и *Т. Г. Эдельман*

Сдано в набор 5/V 1976 г. Подписано к печати 28/VII 1976 г. Формат бумаги 70×108[1]/[16].
Печ. л. 9 + 3 вкл. ([3]/[8] печ. л.) = 13.12 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.20. Тип. зак. 1224.
М-44439. Тираж 2604.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12